Fossile Schildkröten aus Österreich (*Reptilia, Testudines*)

R. GEMEL, K. RAUSCHER

Abstract

Fossil turtles from Austria (Reptilia, Testudines)

We give an overview on fossil turtle records in Austria. Introductory remarks concern the history of exploration as well as phylogenetic and taxonomic discussions. Aspects of systematics, taxonomy, and paleoecology of turtles are discussed and some undescribed fossils are presented. A provisional overview of the records is given.

Key words

Fossil turtles, *Ptychogaster*, *Testudo* sp., Carettochelyidae, Austria

Stapfia 69,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 149 (2000), 63-86

1. Einleitung

Europa war zu Beginn der Erdneuzeit eine Inselwelt inmitten des Tethysozeans. Zu dieser Zeit bedeckte das Meer Österreich fast zur Gänze. Erst die Norddrift Afrikas engte den Ozean in Nord-Süd Richtung ein und führte zur Auffaltung der alpidischen Gebirgsbildung. Dadurch wurden weite Teile Europas zu Festland, und der Ozean zerfiel in zwei Teilbecken, das Mittelmeer und die Paratethys. Das Binnenmeer der Paratethys erstreckte sich über den nördlichen und östlichen Teil Österreichs. Nach zahlreichen Vorstößen und Rückzügen wich es schließlich in Richtung Osteuropa aus. In Österreich verblieb ein Süßwassersee, der vor 8 bis 9 Millionen Jahren endgültig verlandete.

Diese langzeitigen Meeresbedeckungen und die starke Erosion auf dem sich langsam zum Hochland erhebenden heutigen Alpenraum sind als Hauptursachen für die Seltenheit fossiler Reste von Landbewohnern zu sehen. Altersgleiche Fossilien terrestrischer bzw. limnisch-fluviatiler Wirbeltiere des Tertiärs (Amphibien, Reptilien, Vögel, Säugetiere) kommen in manchen unserer Nachbarländer häufiger vor als bei uns, bedingt durch die besondere geologische Situation und die geographische Lage unsere Landes. In Österreich beschränken sich deshalb Fossilien auf begünstigte Ablagerungsbereiche: Mündungebiete von Flüssen ins Meer, Sumpf und Moorlandschaften, Altarme von mäandrierenden Flüssen, Überflutungsebenen von Flüssen, die vielleicht im Rhythmus von Jahren oder Jahrtausenden aus ihren Ufern traten, oder auch Höhlen- und Spaltensysteme.

Die Fossilisation erfordert eine rasche Bedeckung der abgestorbenen Organismen, dann kann so gut wie jedes organische Material erhalten bleiben. Allerdings sind dafür entsprechende Bedingungen Voraussetzung. Bedenkt man, dass fossile Reste auch entdeckt werden müssen, so wird klar, dass wir es mit einer Lückenhaftigkeit der Fossildokumentation zu tun haben.

Dazu kommt, dass känozoische Amphibien- und Reptilienreste meist nur einen geringen Anteil unter den geborgenen Wirbeltierfossilien ausmachen; die Mehrzahl der hier auftretenden Fossilien stammt von Säugetieren. Viele tertiäre und quartäre Amphibien und Reptilien sind wie die rezenten Arten in unserem Gebiet relativ kleine Organismen, von denen jedoch gewisse Elemente des Skeletts erhalten sein können. Dazu zählen das Becken der Anuren und die Wirbel der Schlangen, die als kleine, zerbrechliche Elemente meist aus Spaltenfüllungen überliefert sind. Im Vergleich dazu bildet der Schildkrötenpanzer aufgrund der Knochenmasse ein gutes Fossilisationspotential. Panzerbruchstücke sind durch die Hornschildabdrücke relativ leicht als Schildkrötenreste zu erkennen. Diskusfragmente von Trionychiden (Weichschildkröten) und Carettochelyiden bzw. Anosteirinen (rezent nur durch die Neuguinea-Weichschildkröte vertreten) weisen eine typische Vermikulationsskulptur der Carapax-bildenden Knochenplatten auf. Unverkennbar sind auch die Reste des Mosaikpanzers der meeresbewohnenden Lederschildkröte *Psephophorus polygonus* H. v. MEYER, 1847. Sie sind aus dem slowakischen-österreichisch-Grenzgebiet (Devinska Nova Ves, ehemals Neudorf an der March, Slowakei) gemeldet (Abb. 1) und aus dem Badenium des Leithagebirges bekannt

Bedingt durch die genannten geologischen Besonderheiten kann Österreich nicht als fossilreiches Land gelten: Ganz oder nur teilweise erhaltene Schildkrötenpanzer sind selten, sie liegen meist als Bruchstücke vor. Ebenso selten sind Teile des Extremitätenskeletts einschließlich des Schulter- und Beckengürtels, Schädel von Schildkröten sind nur im Ausnahmefall erhalten.

2. Zur Erforschung der fossilen Schildkröten mit Bezug auf Österreich

Bereits 1908 lieferte HAY ein umfangreiches Handbuch über die fossilen Schildkröten Nordamerikas. Eines der bedeutendsten zusammenfassenden Werke über fossile Schildkröten in Europa stammt von de BROIN (1977).

In Deutschland haben sich im 19. Jahrhundert H.v. MEYER sowie BRONN um die Erforschung von fossilen Schildkröten verdient gemacht. DAMES (1894) berichtet erst-

mals zusammenfassend über die „Chelonier der norddeutschen Tertiärformationen“. Um die Jahrhundertwende lieferte REINACH (1900) eine Studie über „Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken und gleichaltrigen Ablagerungen“, Eine Bearbeitung der eozänen Schildkröten von Messel erfolgte von HARRASSOWITZ (1922). Mit der monografischen Bearbeitung der Weichschildkröten versuchte durch Hermann von MEYER (1856) bearbeitet. Friedrich SIEBENROCK vom Naturhistorischen Museum Wien war wohl der bedeutendste Erforscher rezenter Schildkröten seiner Zeit. Er verfaßte eine Arbeit über die voreiszeitlichen Schildkröten Niederösterreichs (SIEBENROCK 1916). Der österreichische Paläontologe GLAESSNER lieferte mehrere Bearbeitungen von fossilen Schildkröten Österreichs (GLAESSNER 1926, 1930, 1933, 1935), wobei er auch die phylogenetischen Beziehungen zu rezenten Arten in die Diskussion miteinbezog. Der ehemalige Ordinarius und heutige Emeritus des Paläontologischen Institutes der Universität Wien E. THENIUS, befasste sich gleichfalls mit fossilen Schildkröten (THENIUS 1952, 1953). Friedrich BACHMAYER, von 1972 - 1979 Erster Direktor des Naturhistorischen Museums in Wien, galt als Kenner fossiler Schildkröten. Er beschrieb nicht nur neue Funde aus Österreich, sondern bearbeitete unter anderem Riesenschildkröten-Fossilien aus den überaus fossilreichen Pikermi-Schichten Griechenlands. BACHMAYER publizierte teilweise gemeinsam mit anderen Wissenschaftern (BACHMAYER & SCHAFFER 1959). Vor allem ist auf die frucht-

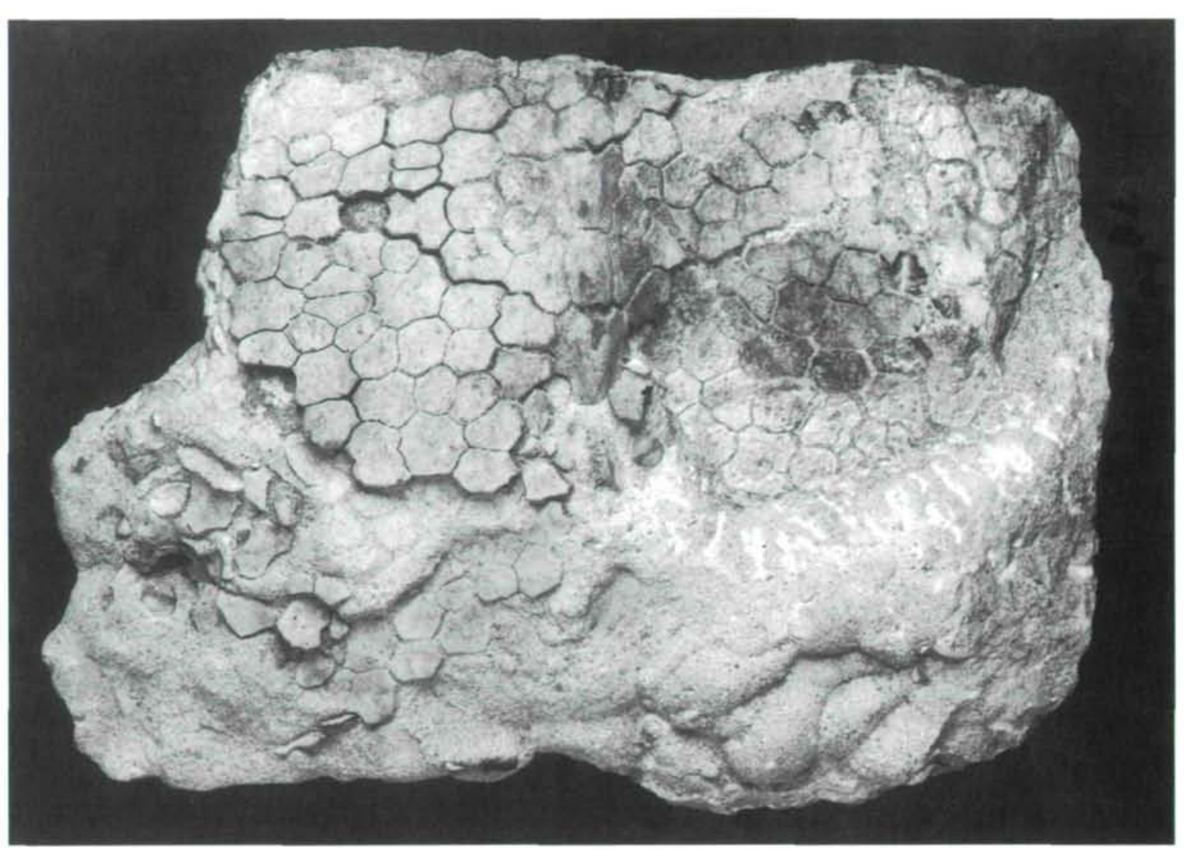


Abb. 1: ***Psephophorus polygonus*** **H. v. MEYER, 1847: Mosaikförmig angeordnete Epithekal-Panzerplättchen einer Lederschildkröte. Devinska Nova Ves, Slowakei. Paläontol. Schausammlung des Naturhistorischen Museums Wien. Foto: A. SCHUMACHER, Naturhistor. Mus. Wien.**

HUMMEL (1929) einen Überblick und systematische Ordnung in eine große Zahl von teilweise schwer zuordenbaren Fossilien zu schafffen. Derselbe Autor verfasse eine Studie über die Schildkröten aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales (HUMMEL 1935). Über Sumpfschildkröten aus hessischen Tertiärablagerungen berichtete STAESCHE (1928).

Den für Österreich interessanten süddeutschen Raum bearbeiteten unter anderem AMMON, STROMER, STAESCHE, ROGER und FUCHS. Ab 1980 widmete sich SCHLEICH in mehreren Abhandlungen den fossilen Schildkröten und Krokodilen, vor allem aus dem Neogen Deutschlands (SCHLEICH 1980, 1981,1984, 1988, 1988, 1994). Österreichisches Material der genannten Forscher wurde

bare Zusammenarbeit BACHMAYERS mit dem Nestor der Paläochelonologie, Marian aus Krakau hinzuweisen (BACHMAYER & MŁYNARSKI 1983, 1984, 1985). hat die paläochelonologische Forschung durch die Herausgabe zunächst eines kleinen Büchleins über „Fossile Schildkröten" (MŁYNARSKI 1969), später durch die Bearbeitung dieser Ordnung im Handbuch der Paläoherpetologie (MŁYNARSKI 1976) nebst einer Reihe weiterer Publikationen entscheidend vorangetrieben. Außerdem war er maßgeblich an der Initiierung und Weiterführung paläochelonologischer Fachkongresse beteiligt.

Fossile Schildkröten Österreichs wurden auch in den Landesmuseen und im Rahmen von Projektstudien bearbeitet (vgl. HERITSCH 1909, TEPPNER, 1914, MOTTL 1967, GROSS 1994). Insgesamt ist auf diesem Gebiet jedoch noch immer ein dringender Forschungsbedarf gegeben. Es gibt für Österreich weder zusammenfassende Studien unter Einbeziehung neuer Erkenntnisse auf dem Gebiet der Systematik und Taxonomie noch bedeutendere Einzeldarstellungen. Viele Beschreibungen gehen auf das 19. Jahrhundert zurück und abgesehen vom Bericht über den schönen Einzelfund von GROSS (1994) liegen die letzten Arbeiten bereits 16 Jahre zurück.

3. Zur Herkunft der Schildkröten

Schildkröten sind Angehörige eines sehr ursprünglichen Reptilienzweiges. Als Ahnformen gelten die permischen Cotylosauria („Stammreptilien"). Diese haben wie die Stegocephalen ein geschlossenens (anapsides) Schädeldach und ein insgesamt primitives, unspezialisiertes Skelett (vgl. KUHN 1958). Innerhalb der Cotylosauria neigten die Pareiasauria dazu, im Laufe ihrer Entwicklungsgeschichte Hautverknöcherungen und eine zunehmend feinere Bezahnung auszubilden. Die Diskussion über die Abstammung der Schildkröten ist in den letzten Jahren neu in Gang gekommen. Tatsächlich zeigen jüngst durchgeführte Studien anhand von 128 osteologischen Merkmalen (LEE 1997), dass sich die Schildkröten zusammen mit den Pareiasauria auf eine gemeinsame Entwicklungslinie zurückführen lassen. Die Pareiasaurier können demnach nicht als Vorahnen der Schildkröten gelten, sind aber keine monophyletische Schwesterngruppe, sondern eine paraphyletische Linie. Innerhalb der Stammreptilien haben die frühen großen Formen wie *Bradysaurus* mit starken Verknöcherungen am wenigsten mit den Schildkröten gemeinsam, am nächsten zu ihnen stehen die späten Zwergpareiasaurier wie *Nanoparia*, *Anthodon* und *Pumiliopareia*. Bisher nahm man an, dass sich die charakteristischen Merkmale der Schildkröten wie die geschlossene dorsale Hautverknöcherung und die typische „Schildkrötenform" von Schulterblatt, Humerus und Femur nur bei ihnen und zugleich mit dem Panzer gebildet hätten. Tatsächlich dürften sich die genannten Eigentümlichkeiten bereits früher und ebenso bei den Pareiasauriern zu verschiedenen Zeitpunkten gebildet haben.

Ein früher Seitenzweig der Cotylosauria, die Eunotosauria aus dem mittleren Perm von Südafrika besaßen noch Zähne. Ihre Thorakalrippen waren zu breiten Platten umgebildet und bildeten eine Art Panzer. Die Eunotosauria stehen in keiner engeren Beziehung zu den echten Schildkröten, bei denen die Rippen charakteristischerweise nicht verbreitert sind.

Lange Zeit wurde in der vergleichenden Anatomie die für das Verständnis der Schildkrötenevolution bedeutende Entwicklung des Panzers diskutiert. Die Frage war, inwieweit sich bestimmte Elemente des Skeletts wie Wirbel, Rippen und Teile des Schultergürtels am Panzeraufbau beteiligen, denn nach allgemein gültiger Ansicht besteht der Thekalpanzer hauptsächlich aus Hautverknöcherungen. Bis vor kurzem galt die „Duplizitätstheorie" der früheren Anatomen deshalb als überholt und man sah es als erwiesen an, dass der Panzer vom Epithel abzuleiten ist (MŁYNARSKI 1969, 1976). Für neue Diskussion sorgt CHEREPANOV (1997): Er konnte anhand von 450 Embryos von *Emys orbicularis* L., *Testudo graeca* L. und *Pelodiscus sinensis* (WIEGMANN, 1835) nachweisen, dass während der ontogenetischen Entwicklung durch die Reduzierung der Rumpfmyomeren Wirbel und Rippen in die Dermis einsinken. In Folge werden die Neural- und Costalplatten des Carapax von diesen eingebetteten Skelettelementen gebildet. Die Plastronelemente entwickeln sich

dagegen in den Basisschichten der Dermis immer nur von einem Ursprung aus, wie es auch bei den anderen Reptilien bei den Clavikeln, Interclavikeln und Gastralia der Fall ist. Das einzige Element des Carapax, das gleich wie die Plastronelemente entsteht, ist das Proneurale („Nuchale"), es entwickelt sich aus einer Mesenchymzellenanreicherung. So verbleiben als echte dermale Skelettelemente nur noch die randlichen Bereiche (Peripheralia) einschließlich der Pygal- und Suprapygalplatten und die Verbindung des Carapax mit dem Plastron. Demnach ist die Entwicklung des Schildkrötenpanzers ein einmaliges Modell in der Evolution. Morphogenetisch lassen sich die Elemente auf dreierlei verschiedene Ursprünge zurückführen. In dieser Hinsicht sind sie nicht ohne weiteres mit den alten, einfach nur osteodermal gepanzerten Pareiasauriern zu vergleichen. Für „Sprengstoff" in der Diskussion über die Herkunft der Schildkröten sorgen die in diesem Band mehrmals zitierten Erkenntnisse der Chemosystematik (vgl. z. B. HEDGES & POLING 1999), wonach Schildkröten offenbar doch nicht jene monophyletische Entwicklung von den „Urahnen" der Kriechtiere genommen haben, denn sie stehen einigen Diapsiden wie Krokodilen, Brückenechsen und Vögeln näher als bisher angenommen. Letztgenanntes zeichnete sich schon in einer früher publizierten Hypothese über die Phylogenie der Schildkröten ab (GAFFNEY & MEYLAN 1988).

Die Diskussion ist noch voll im Gang, SHAFFER et al. (1997) versuchen ein Erklärungsmodell zur Stammesgeschichte der Schildkröten unter Einbeziehung morphologi-



Abb. 2:
***Archelon ischyros* WIELAND, 1909: Detailansicht des Schädels mit schnabelförmigem Oberkiefer. Paläontol. Schausammlung des Naturhistorischen Museums Wien.**
Foto: A. SCHUMACHER, Naturhistor. Mus. Wien.

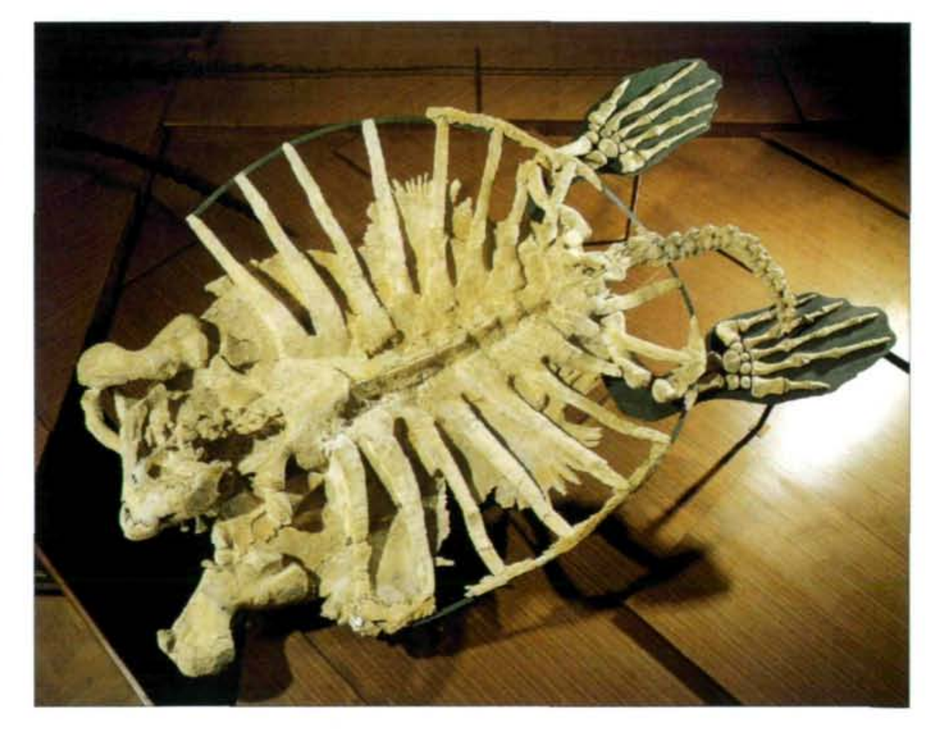


Abb. 3:
***Archelon ischyros* WIELAND, 1909: Prachtfossil einer riesigen Meeresschildkröte aus der Oberen Kreide, Paläontol. Schausammlung des Naturhistorischen Museums Wien.**
Foto: Naturhistor. Mus. Wien.

scher, molekularer und paläontologischer Befunde und kommen in einigen Fragen zu überraschenden Ergebnissen. Die neuen Erkenntnisse zeigen jedenfalls, dass einige alte Lehrmeinungen diskutiert und revidiert werden müssen. Fest steht, dass sich diese Kriechtierordnung im Laufe ihrer langen stammesgeschichtlichen Entwicklung nur wenig verändert hat, denn die ältesten bisher bekannten



Abb. 4:
„*Testudo antiqua noviciensis*" DEPERET, 1895: Landschildkröte aus dem Unter-Miozän (Oberes Eggenburgium) aus Roggendorf bei Eggenburg, NÖ. Abguß, von vorne, beachte den hochgewölbten Panzer. Paläontol. Schausammlung des Naturhistorischen Museums Wien.
Foto: A. SCHUMACHER, Naturhistor. Mus. Wien.

Vertreter (*Proganochelys*) zeigten schon weitgehend den „typische Schildkrötenhabitus", Bindeglieder sind bis heute bekannt (vgl. GAFFNEY 1990). So können Schildkröten mit Recht als phylogenetisch konservativ und in geologischer Hinsicht als langlebig gelten.

In ihrer langen erdgeschichtlichen Geschichte entstanden die sonderbarsten Formen, genannt seien stellvertretend die merkwürdige mit einer „knöchernen Rückenfinne" ausgestattete Anosteirine *Kizylkumemys* aus den Kulbeck Beds (Obere Jura) der Kizylkum-Wüste (vgl. NESSOV 1988), die einzigartige „schweineähnliche", großwüchsige *Nanhsiungchelys wuchingensis* YEH, 1966 aus der Oberen Kreide von Nanhsiung, Provinz Kwangtung, China (YE 1994) und die mit „stierhornartigen" Knochenfortsätzen am Schädel versehene Pleurodire *Meiolania platyceps* OWEN, 1881 aus dem Pleistozän der Lord Hawe-Insel Australiens. Zu den kolossalsten Arten zählt die früher unter dem Artnamen *Colossochelys atlas* bekannte, bis 2. 5 Meter Panzerlänge erreichende Landschildkröte *Geochelone (Megalochelys) atlas* (FALCONER & CAUTLEY, 1837) aus dem Pleistozän der Siwalik-Hills Indiens. Dieser Größe nur wenig nachgestanden haben dürfte der wasserlebende Pleurodire *Stupendemys geographicus* WOOD, 1976 aus Brasilen, dessen Vorderextremitäten ähnlich wie bei den rezenten Cheloniiden zu „Flippern" umgebildet waren. Im Sauriersaal der Paläontologischen Schausammlung des Naturhistorischen Museums in Wien befindet sich eines der best erhaltenen Fossilien der protostegiden Meeresschildkröte *Archelon ischyros* WIELAND, 1909 (Abb.2, 3). Diese Art zeichnet sich durch einen ausgeprägten „Schnabel" des Oberkiefers aus und hat einen zu Knochenspangen reduzierten Knochenpanzer. *Archelon ischyros* stammt aus der Oberen Kreide von Dakota und Colorado und erreichte eine Panzerlänge von 3 Metern!

4. Zu Fragen der Taxonomie und Nomenklatur

In den letzten Jahren befassten sich mehrere bedeutende Studien mit höheren systematischen Kategorien der Schildkröten. MCDOWELL (1964) bearbeitete die Familie der Sumpfschildkröten und konnte anhand des Schädelskeletts eindeutige diagnostische Unterschiede zwischen den altweltlichen und neuweltlichen Sumpfschildkröten finden. Zu den wichtigsten Unterschieden zählt bei den altweltlichen Sumpfschildkröten ein deutlich ausgebildetes Foramen caroticopharyngeale in der Schädelbasis zwischen dem Pterygoid und dem Basisphenoid und ein nach hinten ausgedehntes Pterygoid mit einem „batagurinen Fortsatz" des Basioccipitale. Als taxonomische Konsequenz unterschied MCDOWELL (1964) zunächst innerhalb der großen „Sammel"-Familie der Sumpfschildkröten („Emydidae") zwischen Batagurinae (altweltlich) und Emydinae (neuweltlich), außerdem wurden alte Gattungsnamen wieder gültig und neu definiert. Die Ergebnisse der genannten Arbeit wurden von den übrigen Taxonomen einschließlich den Paläocheloniologen weitgehend übernommen (vgl. MŁYNARSKI 1976). Dies brachte zunächst mehr Klarheit bei der Verwendung von bisher uneinheitlichen ge-

brauchten Gattungsnamen. Gleichzeitig bildete die Studie den Ansatz für weiterführende Untersuchungen. GAFFNEY & MEYLAN (1988) hoben die beiden Unterfamilien in den Rang von Familien und unterschieden zwischen Bataguridae und Emydidae. Infolge dieser Unterteilung stehen die Paläontologen vor dem Problem, postcraniale Fossilien von Sumpfschildkröten nur schwer einer der beiden Familien zuordnen zu können. Umso größere Bedeutung erhält nun die Pygalregion des Panzers, die bisher bei den Landschildkröten von besonderer diagnostischer Bedeutung war. Bis auf wenige Ausnahmen zeichnet sich die Pygalregion bei den neuweltlichen Vertretern der Sumpfschildkröten dadurch aus, dass das letzte Marginalpaar nicht so hoch ist wie das unpaare Pygale; damit ist bei den Bataguriden ein I-förmiger Hornschildabdruck gegeben, bei den Emydiden hingegen ein M-förmiger. SCHLEICH (1981) hat darüber hinaus die viscerale Plastronmorphologie für diagnostische Zwecke zu nutzen versucht. Bataguriden haben außerdem Duftdrüsen, ihre Ausfuhröffnungen im Brückenbereich unterscheiden sie von den Emydiden.

Speziell bei den fossilen Sumpfschildkröten ist es erforderlich, die Namen der teils in historischer Zeit beschriebenen Arten der aktuellen Nomenklatur zu unterwerfen. Alte Gattungsbezeichnungen für europäische Sumpfschildkröten wie „*Emys*" und „*Clemmys*" beziehen sich nach heutigem Verständnis auf neuweltliche Sumpfschildkröten und können nicht mehr gelten. Alte Sammelgattungen wie *Nicoria* und *Geoemyda* sind entweder aufgelöst (*Nicoria*) oder betreffen nur noch wenige Arten (z. B. 3-4 rezente Arten des Genus *Geoemyda*).



Abb, 5: wie Abb. 4, lateral.

Die Weichschildkröten wurden von MEYLAN (1987) eingehend bearbeitet. Unter den 113 untersuchten Merkmalen beziehen sich 30 auf den Panzer und lassen sich damit teilweise gut für paläontologische Zwecke auswerten, da Diskusfragmente - insbesondere Pleuraliabruchstücke - zu den häufigsten Schildkrötenfossilien in unseren Gebieten zählen, allerdings innerhalb einer Art stark variieren können. Nach dem Konzept MEYLANs (1987) ist die Sammelgattung *Trionyx* aufzulösen, statt dessen sind die Gattungen *Apalone*, *Amyda*, *Aspideretes*, *Nilssonia*, *Palea*, *Rafetus* und *Trionyx* sensu strictu anzuwenden. Diese Gliederung ist von den Cheloniologen übernommen worden; es stehen jetzt paläontologische Arbeiten am Weichschildkrötenmaterial an, um die gattungsmäßige Zuordnung nach der modernen Systematik vorzunehmen. Ansatzweise hat bereits SIEBENROCK (1916) einige Fossilien des Ober-Miozäns im Wiener Becken

der Gattung *Trionyx* sensu strictu zugeordnet, die rezent nur noch monotypisch durch den Afrikanischen Dreiklauer *Trionyx triunguis* [FORSKAL, 1775] vertreten ist.

Für mitteldeutsche Weichschildkrötenreste hat KARL (1993) Zuordnung zu Weichschildkrötengattungen bereits durchgeführt. Insgesamt stehen die Paläontologen vor der schwierigen Aufgabe, meist nur fragmentäres Material bearbeiten zu können, das manchmal wesentliche diagnostische Merkmale vermissen läßt, außerdem sind fast immer nur Reste von Einzelindividuen vorhanden, womit die Variationsbreite der Merkmale nicht abgeklärt werden kann. Etliche in der Paläocheloniologie verwendeten Merkmale wie z. B. die Lage der Humeropectoralfurche im Verhältnis zum Entoplastron, die Ausbildung der Epiplastrallippe, Form des Plastronvorderlappens oder Anzahl und Form der Neuralia können innerhalb der rezenten Arten durchaus stark variieren, so zeigt z.B. MAO (1971), dass die Humeropectoralfurche bei *Mauremys mutica* (CANTOR 1842) das Entoplastron kreuzen kann oder auch nicht.



Abb. 6:
wie Abb. 4, dorsal (Carapax).

5. Schildkrötenähnliche Reptilien

Unter den gepanzerten bzw. panzertragenden Reptilien gibt es einige Placodontier, die den Schildkröten habituell ähnlich sind und mit ihnen verwechselt werden. Der erste Fund der Pflasterzahnechsen-Gattung *Henodus*, die durch einen flachen, weit ausladenden Panzer charakterisiert ist, stammt aus einer Steinmergelknolle des oberen Gipskeupers von Lusten-

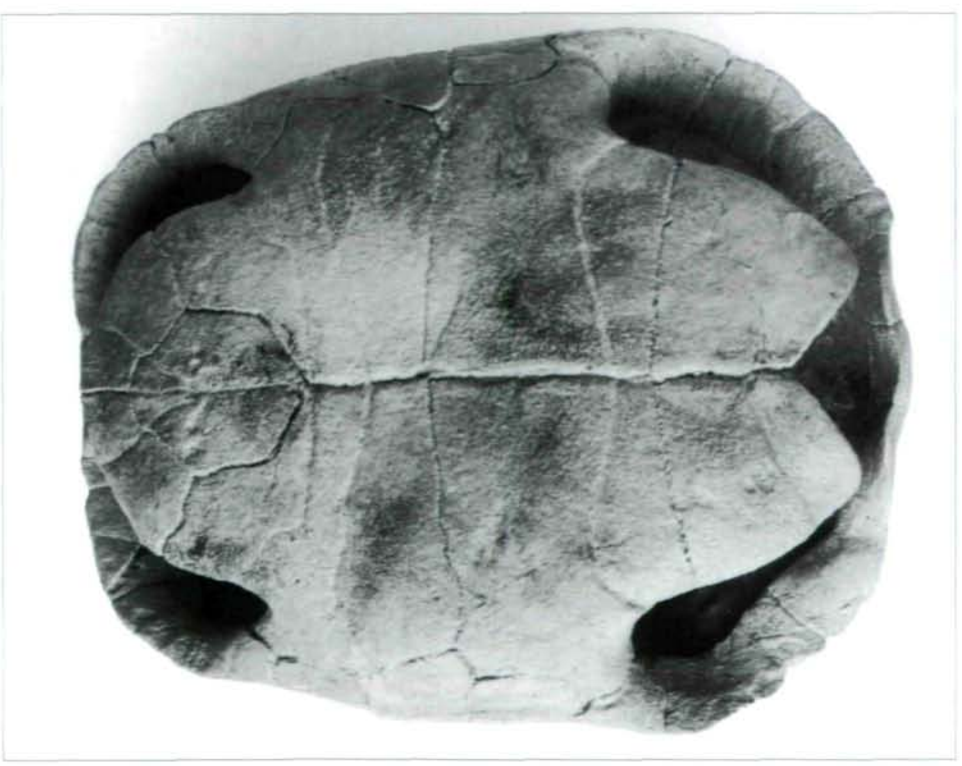


Abb. 7:
wie Abb. 4, ventral (Plastron).

au bei Tübingen. Tatsächlich wurden diese Fossilien zunächst als Schildkröten angesprochen, die Beschaffenheit der Schläfenregion ließ die entdeckten Fossilien bald unschwer den euryapsiden Reptilien zuordnen. Im Ober- und Unterkiefer jenes seltsamen Reptils befinden sich je ein Paar der charakteristischen schwarzen bohnenförmigen Zähne. Nachfolgende Grabungen ergaben sechs weitere Skelette (ZIEGLER 1986). Der vollständigste Fund stammt aus dem Muschelkalk von Steinsfurt bei Sinsheim.

Placochelys zeigt die „schildkrötenähnlichste" Panzerbildung und spezialisierte sich auf das Zermahlen von Muscheln, Schnecken und anderer hartschaliger Nahrung. Diese Gattung ist vorwiegend aus Deutschland und anderen Ländern bekannt, in Österreich ist sie aus dem

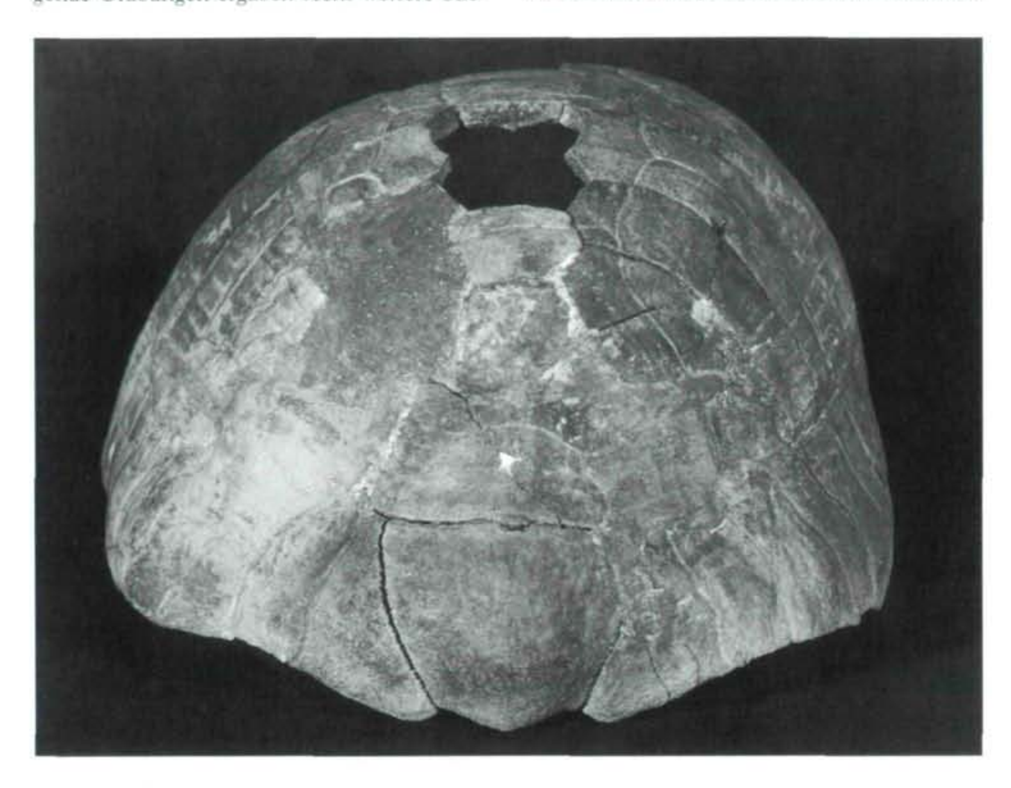


Abb. 8:
***Testudo* nov. sp., unbeschr. Panzer von hinten (Pygalregion), Karpatsammlung W. SOVIS, Unter-Miozän Teiritzberg, Korneuburger Becken, NÖ. Foto: Ch. STOCKER, Inst. f. Geol., Univ. Wien.**

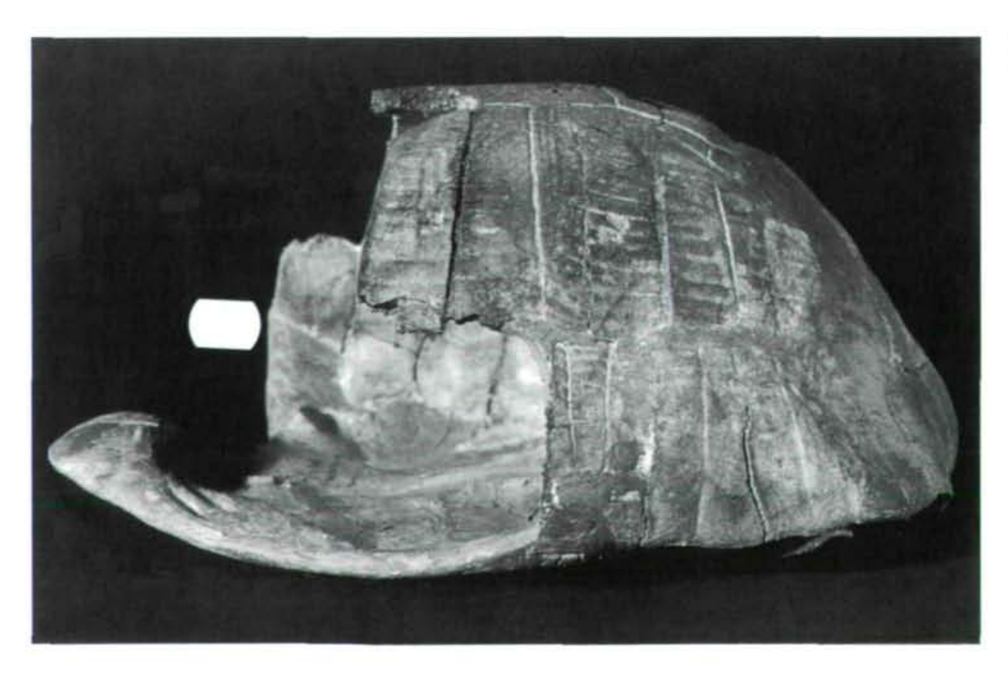


Abb. 9:
wie Abb. 8, lateral.

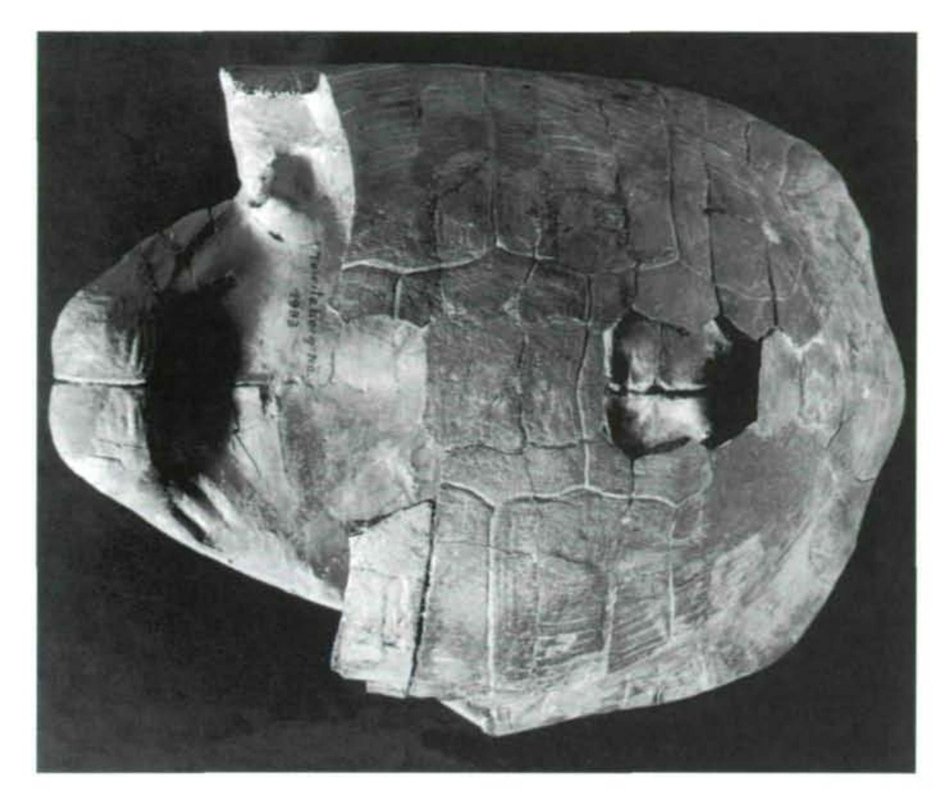
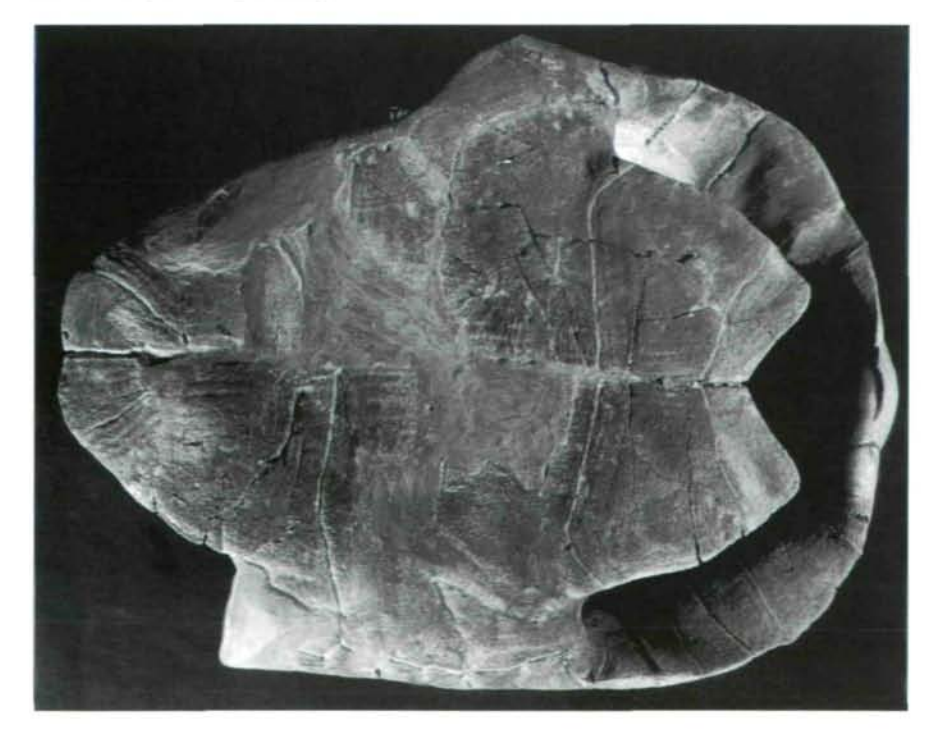


Abb. 10:
wie Abb. 8, dorsal (Carapax: Die vordere Carapaxhälfte fehlt)..

Abb. 11:
wie Abb. 8, ventral (Plastron).



Rhät des Piestingtales beschrieben, ein Einzelzahn stammt aus dem norischen Hauptdolomit des Prießnitztales bei Mödling (THENIUS 1962). Im Unterschied zu den Schildkröten waren die Placodontier eine geologisch kurzlebige Gruppe, die sich weitgehend auf die Trias beschränkte.

6. Zum Auftreten der fossilen Schildkröten in Österreich und den benachbarten Ländern

6. 1. Landschildkröten

Unter den Landschildkröten können im Tertiär drei Gattungen unterschieden werden: 1., die in der „*kalksburgensis*"-Gruppe und „*graeca-antiqua*"-Gruppe (sensu MŁYNARSKI, 1976) zusammengefassten kleinerwüchsigen Arten der Gattung *Testudo*, die als Vorläufer der heutigen mediterranen Landschildkröten angesehen werden können; 2., die ursprünglichen Landschildkröten der Gattung *Manouria* (Untergattung *Hadrianus*) und 3., die Riesenschildkröten der Gattung *Geochelone*. Vertreter aller drei Gattungen sind fossil in Österreich nachgewiesen.

Unter den *Testudo*-Arten wurden zunächst viele Reste der BRONN'schen *Testudo antiqua* zugeschrieben, da die verschiedenen Vertreter einander habituell recht ähnlich sind, indem der Carapax ungewöhnlich stark gewölbt ist und die Grenze der Marginalschilde weit nach dorsal hinaufreicht.

In einer genaueren Unterteilung stellt SCHLEICH (1981) vier Gruppen innerhalb der jungtertiären Testudiniden der Gattung *Testudo* in Süddeutschland auf, den „*antiqua*" -, den „*graeca-hermanni*" -, den „*kalksburgensis*" - und den „*promarginata*" - Komplex, wobei die beiden neuen Arten *T. rectogularis* und *T. opisthoklitea* mit ausführlicher Diagnose vorgestellt werden eine neue Beschreibung der *T. antiqua* erfolgt. Ein umfassende Studie an der rezenten *T. graeca* LINNAEUS, 1758 zeigt, dass es sich bei dieser bisher als „circummediterran" angesehenen Art um ein polytypisches Taxon handelt und ein phylogenetisches Konzept für diese Gruppe noch ausgearbeitet werden muss (PERÄLA 1999). Erst dann können die entsprechenden, jungen fossilen Formen in Übereinstimmung gebracht werden.

Zum „*kalksburgensis*"-Formenkreis ist *T. burgenlandica* aus Kohfidisch sowie das namensgebende Fossil aus dem Wiener Becken zu zählen. Diese Landschildkröten sind als Bewohner der offenen buschbewachsenen Landschaften und der lichten Mischwälder mit Farnbewuchs anzusehen. Die

Region um Kohfidisch bot mit zahlreichen Spalten und Höhlen zusätzlich geeignete Unterschlupfmöglichkeiten. Die Hochrückigkeit und die recht geringe Bewegungsfreiheit der Vorderbeine erlaubte dem „*kalksburgensis*"-Formenkreis keine aktiv grabende Lebensweise. Die etwas flachere Panzerform der rezenten mediterranen Landschildkröten ist beim Durchzwängen durch dichtes Astgeflecht und Dorngestrüpp sowie beim Einzwängen in Höhlen und Spalten besser geeignet. Bemerkenswerterweise sind fossile Reste von „*Testudo antiqua noviciensis*" (Abb. 4 - 7) im Oberen Eggenburgium (Zogelsdorf-Formation) aus Roggendorf bei Eggenburg in seichte Meeresablagerungen eingeschwemmt worden (CICHOCKI et al. 1991). Während des Paläogens strömte hier ein reich verzweigter Fluss vom südböhmischen Becken nach Süden über das heutige Waldviertel und die Horner Senke. Er mündete bei Krems in das Molasse-Meer. Während des Neogens kam es zu Transgressionen und damit zur Ausbildung breiter Mündungsgebiete dieses Flusses. Vor ca. 19 Mio. Jahren bildeten sich küstennahe Sumpfwälder mit üppiger Vegetation. Es ist davon auszugehen, dass diese alte Landschildkrötenart zwar außerhalb der Sumpfvegetation, aber doch immer in der Nähe von feuchten Bodensenken in einem subtropischen Klima gelebt haben dürfte. Vermerkt sei, dass die trinäre Nomenklatur von „*T. a. noviciensis*" in Konvention übernommen und wiedergegeben wird, dies aber nicht in Übereinstimmung mit den Zoologischen Nomenklaturregeln erfolgt, da damit keine Unterart gemeint ist.

Testudo cf. promarginata aus dem Ober-Miozän von Prottes mag schon eher trockene, vielleicht sogar steinig-felsige, xerotherme Standorte bevorzugt haben. BACHMAYER & MŁYNARSKI (1985) haben mit dieser Bezeichnung ihren Fossilfund wohl in die Nähe der rezenten Art *Testudo marginata* SCHOEPFF, 1795 rücken wollen, fest steht, dass die Validität von *Testudo promarginata* REINACH, 1900 von AUFFENBERG (1974) jedoch angezweifelt wird „... taxa incorrectly placed in the Testudinidae".

Eine noch unbeschriebene Landschildkröte der Gattung *Testudo* aus dem Karpatium von Teiritzberg (Korneuburger Becken), Niederösterreich stammt aus der Sammlung von W. SOVIS (Abb. 8 - 11). Das Fossil ist hervorragend präpariert und die Reste liegen als Panzer vor, von dem nur der anteriore Teil des Carapax fehlt. Diese Art zeichnet sich besonders durch die eigentümliche Gestalt des schmalen und sich verjüngenden Plastron-Vorderlappens aus. Dieser Panzer sowie eine größere Zahl von nicht näher bestimmten „*Testudo*"-Resten zeigen, dass im Miozän Nie-

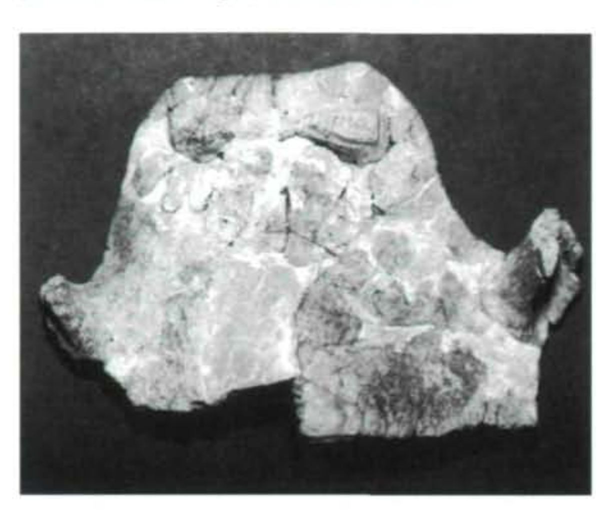


Abb. 12: Plastronvorderlappen, visceral von ?*Ptychogaster*, Karpatsammlung W. SOVIS, Unter-Miozän Teiritzberg, Korneuburger Becken. Foto: R. GEMEL.

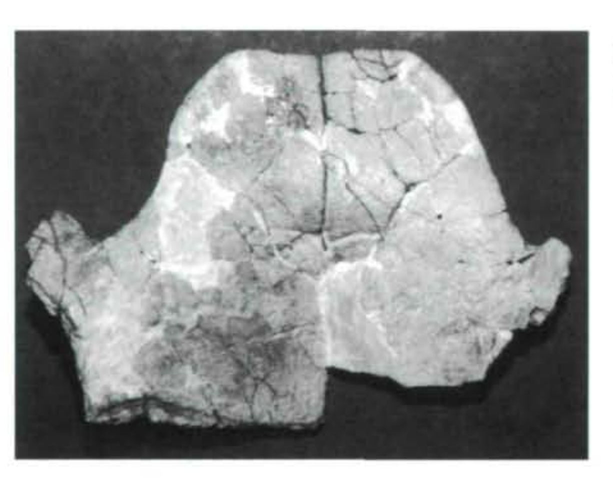


Abb. 13: wie Abb. 12, Plastronvorderlappen ventral.

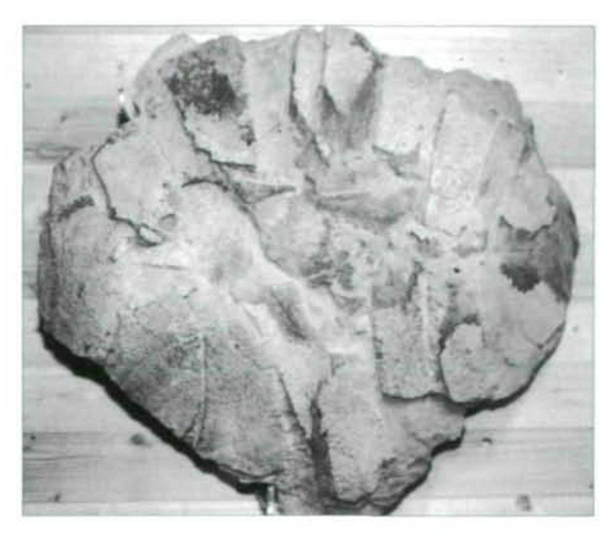


Abb. 14: ?Carettochelyide, Steinkern, Badenium (Lagenidenzone), Retznei, Steiermark (Sammlung G. WANZENBÖCK). Foto: R. GEMEL.

Abb. 15:
wie Abb. 14, Abdruck desselben Fossils: Zu sehen sind die caudalen Peripheralia sowie die typische Knochenskulpturierung der Pleuralia.

derösterreichs nicht nur eine beachtliche Individuendichte von Landschildkröten vorhanden gewesen sein musste, sondern ebenso eine gewisse Formenvielfalt.

Allerdings fehlen bis heute Nachweise von flachrückigen, grabenden Landschildkröten ähnlich der rezenten Russische Steppenschildkröte oder Vierzehen-Landschildkröte *Testudo (Agrionemys) horsfieldii* GRAY, 1844





Abb. 16:
***Ptychogaster grundensis* BACHMAYER & SCHAFFER, 1959: von vorne. Mittelmiozän, Unteres Torton, Grund, NÖ. Paläontol. Schausammlung des Naturhistorischen Museums Wien.**
Foto: A. SCHUMACHER, Naturhistor. Mus. Wien.

bzw. den rezent im Süden der USA lebenden Gopherschildkröten der Gattung *Gopherus*. Die genannten Arten schützen sich in bis zu mehereren Meter langen unterirdischen Gängen vor zu großer Hitze wie auch vor zu tiefen Temperaturen. Bei erstgenannter Art sichern die tiefen Gänge ein Überleben im kontinentalen Klima und teilweise geht die Aestivation direkt in die Hibernation über. Die hochrückigen „kleinen Landschildkröten" dürften demnach in einem weitgehend ausgeglichenen, subtropisch-mediterranen Klima gelebt haben.

Die großwüchsigen Arten der Gattungen *Manouria* und *Geochelone* lassen sich nach SCHLEICH (1988) bereits bei kleinen Panzerbruchstücken anhand der Erhabenheit und der Furchenbreite unterscheiden. *Manouria* zeigt eine „testudine" Furchenausbildung. Bemerkenswert ist, dass die wenigen Reste der Gattung *Manouria* in Österreich räumlich wie zeitlich weit getrennt sind (vgl. Kap. 7). Die Gattung *Geochelone* ist bei uns noch weniger belegt als *Manouria*, ein riesiger Vertreter dieser Gattung mit einer Länge von 1. 83 Meter ist aus dem Unter-Miozän (Orleanium) von La Mancha, Zentralspanien beschrieben worden (JIMENEZ-FUENTES 1984). Riesenschildkröten geben durch ihre ausgeprägte Thermophilie und mangels Möglichkeit, sich in frostgeschützte Höhlen für die Hibernation zurückziehen zu können, zusammen mit Krokodilen verläßliche Klimaindikatoren ab (SCHLEICH 1984). Ihr erdgeschichtliches Auftreten kann deshalb paläoklimatologisch gut ausgewertet werden. Entsprechend gut stimmt die rezente Verbreitung der Gattung *Geochelone* mit den warmen| Temperaturzonen überein.

6. 2. Weichschildkröten

Die überaus erfolgreiche Familie der Weichschildkröten stellt in Österreich gemeinsam mit den Testudiniden die meisten Fossilien. Die rezenten Arten sind fast ausnahmslos Bewohner des Süßwassers, wo sie sehr verschiedene Nischen besetzen (OBST 1985). Mit den vorzeitlichen Weichschildkröten wird es sich wohl ähnlich verhalten haben. Finden sich Trionychidenreste in marinen Sedimenten, so sind sie vermutlich durch Einschwemmungen dorthin gelangt.

Auf die Schwierigkeit der taxonomischen Beurteilung und die damit verknüpften nomenklatorischen Fragen wurde bereits hingewiesen. Es sollte nach den neueren Erkenntnissen beispielsweise möglich sein, den Schädel von „*Trionyx aff. rostratus*" besser zuzuordnen.

6. 3. Sumpfschildkröten

Solange die Europäische Sumpfschildkröte nicht bis Mitteleuropa vorgedrungen war, bewohnten Vertreter der Bataguriden unsere Gebiete. Unter ihnen sind bisher bei uns drei verschiedene Formenkreise bekannt geworden: Vermutlich bereits ab dem Paläogen ist *Ptychogaster* in unseren Gebieten vertreten, ab dem Mittel-Miozän kommen *Clemmydopsis* und *Mauremys* dazu.

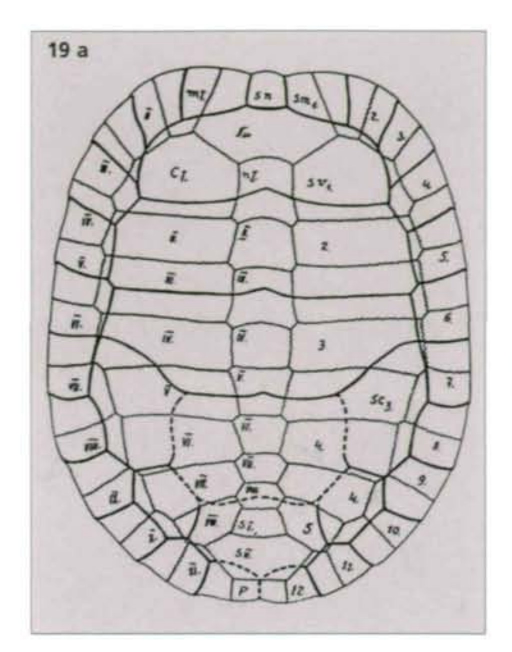
Ptychogaster besaß einen beweglichen Plastronhinterlappen, war ansonsten für eine Sumpfschildkröte hochrückig und recht massiv gebaut und die Knochenplatten zeigen im Alter eine Verschmelzung der Synostosen

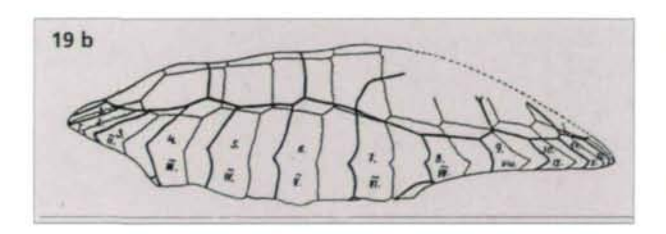


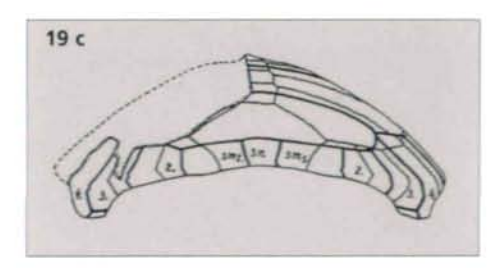
Abb. 17:
wie Abb. 16, dorsal (Carapax).



Abb. 18:
wie Abb. 16, ventral: Der hintere Teil des Plastron fehlt.







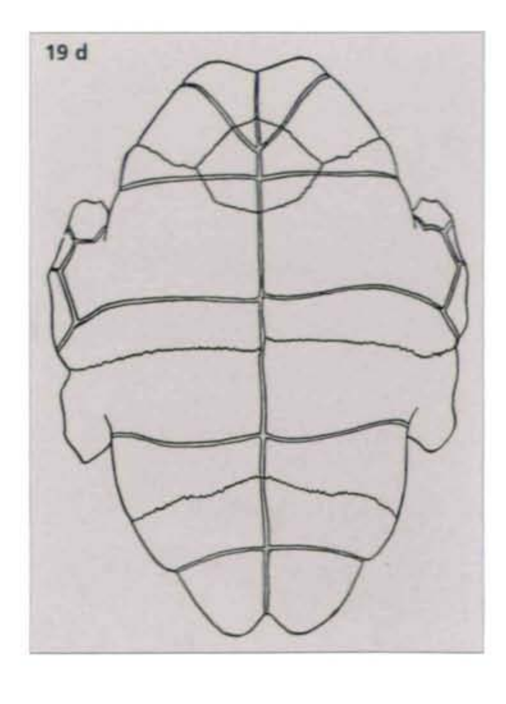


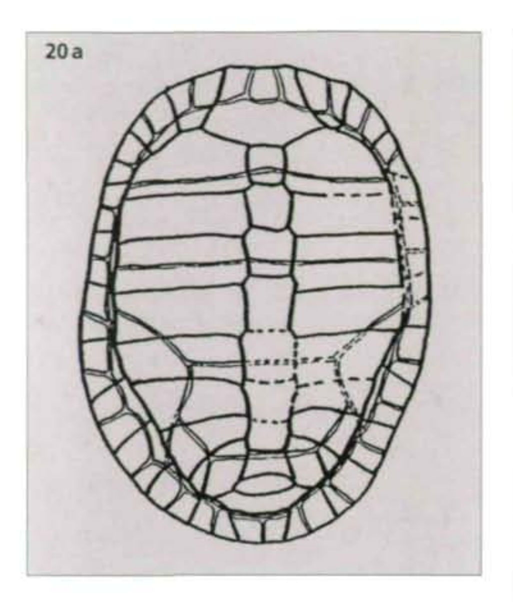
Abb. 19:
a bis d: *Clemmydopsis mehelyi* (BODA, 1927)
a) dorsal = Carapx, b) lateral, c) von vorne = cranial, nach BODA, 1927
d) Plastron, nach THENIUS1952.

(vgl. MŁYNARSKI 1976). Die Tiere dürften im Gebüsch und in Wassernähe gelebt haben. Ein rezentes Gegenstück dazu findet sich in der neuweltlichen Gattung der Dosenschildkröten (*Terrapene*) wieder.

Clemmydopsis dagegen war Flachwasserbewohner und mit differenzierten Alveolarflächen ausgestattet, hatte jedoch auffallend reduzierte Gliedmaßen. Charakteristisches Merkmal dieser Gattung sind die extrem verbreiteten ersten drei Costalschilde, sie kommen mit den Marginalschilden in Berührung. Eine ähnliche Entwicklung gibt es bei den rezenten Formen nicht einmal ansatzweise; sie muß als Einmaligkeit angesehen werden. Die eigenständige systematische Stellung von *Clemmydopsis* ist deshalb beizubehalten (vgl. WILLIAMS 1954). Abgesehen davon lassen sich die *Clemmydopsis*-Arten von der Panzerform her habituell wohl am ehesten mit der rezenten nearktischen *Clemmys guttata* (SCHNEIDER, 1792) vergleichen. Die baumlosen Riedmoore, aus deren Torf die hellen Braunkohlen stammen, boten diesen Tieren mit üppiger Gras-und Wasserpflanzenvegetation bei subtropischen Temperaturen ideale Lebensräume. Nach FRITZ & FARKAS (1996) ist *Clemmydopsis sopronensis* BODA, 1927 ein Juniorsynonym von *Clemmys mehelyi* KORMOS, 1911 (letztere auch als Synonym zu *Emys orbicularis antiqua* KHOSATZKY, 1956 geführt, vgl. FRITZ 1995).

Von *Mauremys* können wir uns dank der rezenten Arten eine gute Vorstellung von der Lebensweise machen. Mit M. *ukoi* (BACHMAYER, 1957) ist ein recht urtümlicher Vertreter für Österreich nachgewiesen (Abb.21). Zu beachten ist, dass sich *Mauremys* noch bis in postpleistozäne Zeit in Italien nachweisen lässt (M. DELFINO, pers. Mitteilung) und demnach in unseren Gebieten bis in die jüngste geologische Vergangenheit sympatrisch mit *Emys orbicularis* gelebt haben dürfte. *Mauremys* ist polymorph und die Panzerproportionen teilweise sehr variabel (FRITZ & WISCHUF 1997), dies ist bei Beschreibung von Fossilmaterial zu berücksichtigen. Die rezenten Arten lassen sich am besten durch Farbmerkmale auseinanderhalten.

Die Europäische Sumpfschildkröte ist erst ab dem Mittel-Miozän für Eurasien nachgewiesen, für den Mittelmeerraum überhaupt



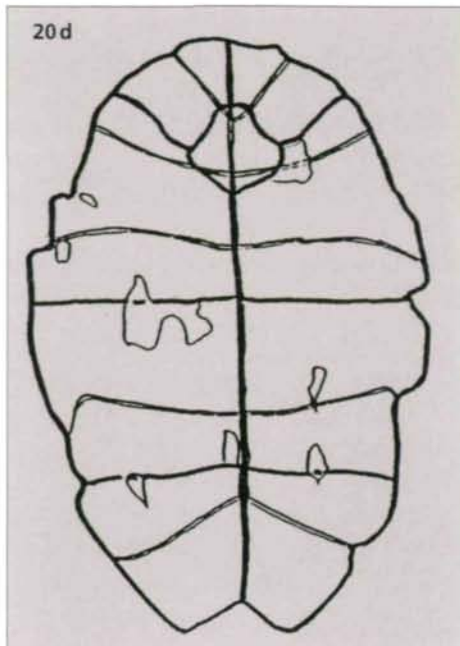
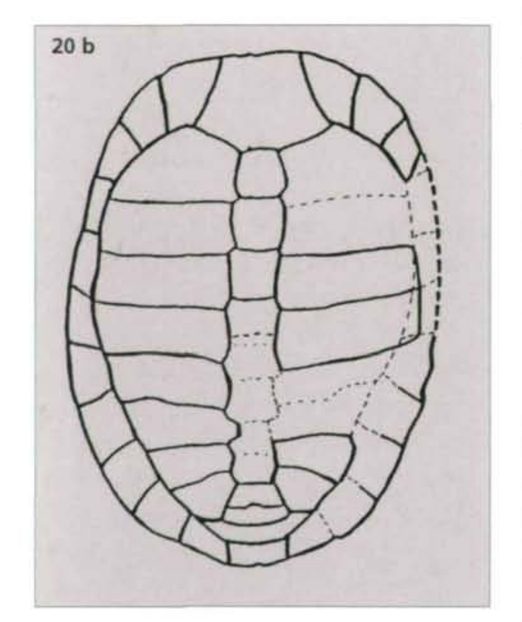
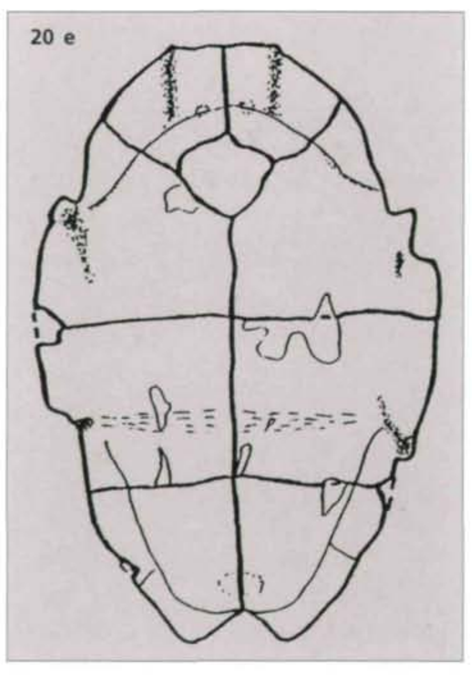
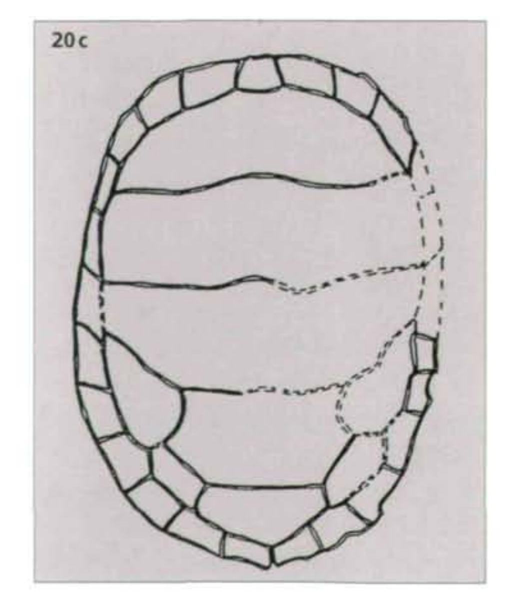
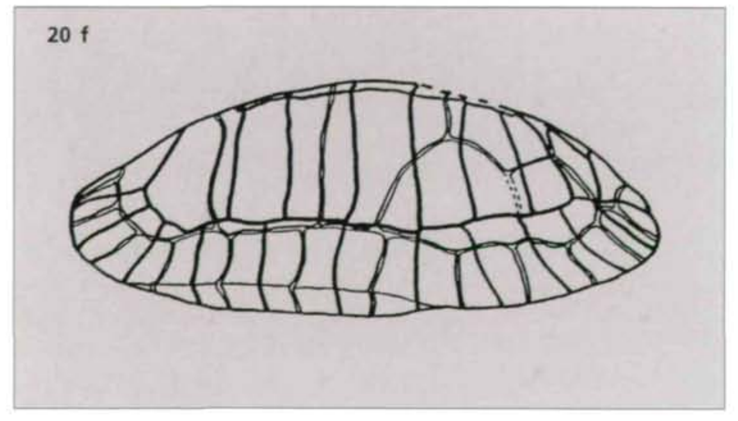


Abb. 20:
Clemmydopsis turnauensis H. v. MEYER, 1847
a) Carapax: Knochen- und Hornpanzer, b) Carapax: Knochenpanzer, c) Carapax: Hornpanzer, d) Plastron ventral e) Plastron, visceral, f) lateral, nach SCHLEICH 1981.

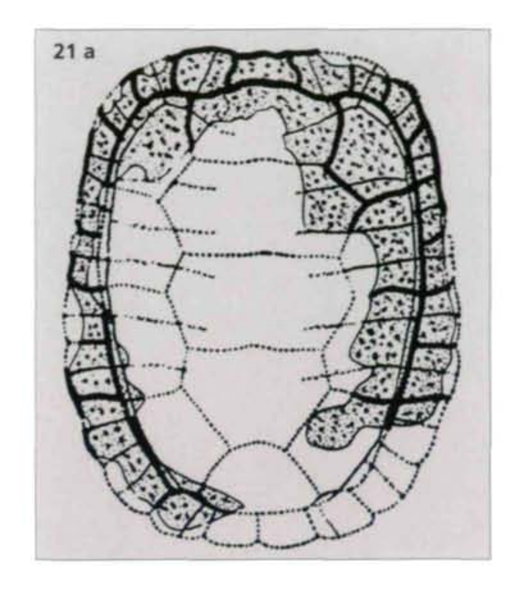








erst ab dem Oberen Vilafranca. Vermutlich im späten Oligozän oder zu Beginn des Miozän - vor 15 bis 29 Millionen Jahren - erfolgte die Einwanderung der *Emys* - Vorläufer über die Beringstraße (FRITZ 1995, 1998). Im Oligozän kam es nach Verlandung des Turgajgrabens zu weiteren westwärts gerichteten Vorstößen. Spätestens im Messin, vor ca. 6 bis 7 Mio. Jahren muss *Emys* unsere Gebiete erreicht haben,



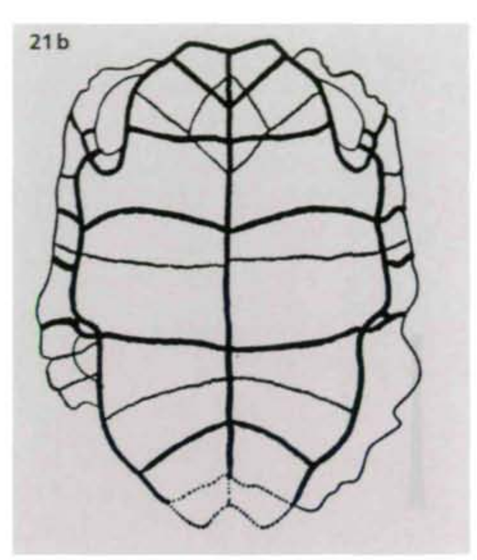
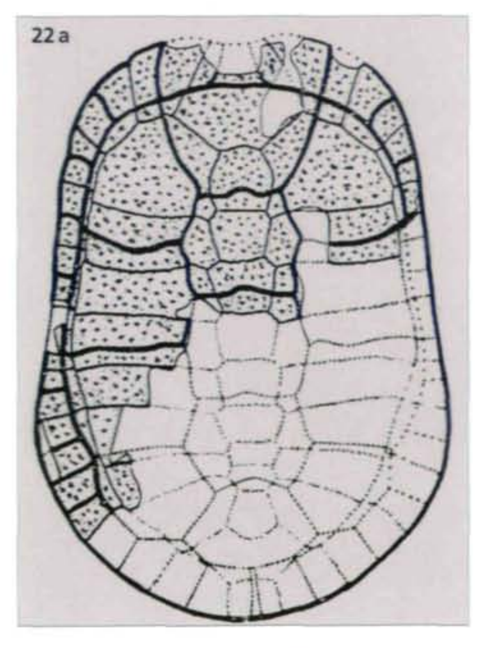


Abb. 21:
Mauremys ukoi **(BACHMAYER, 1957): Ober-Miozän (Ober-Pannonium), Grammatneusiedl, NÖ.**
a: Carapax, b: Plastron,
die nicht punktierten Teile sind ergänzt, **nach BACHMAYER (1957).**



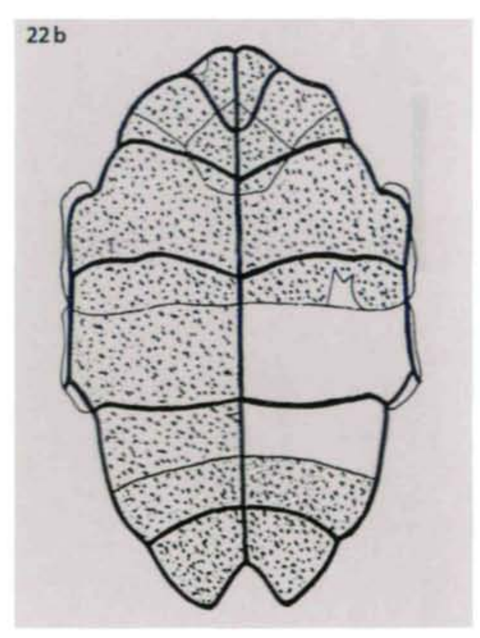


Abb. 22:
Mauremys sarmatica **(PURSCHKE, 1885)**
a: Carapex, b: Plastron,
die nicht punktierten Teile sind ergänzt, nach BACHMAYER (1957).

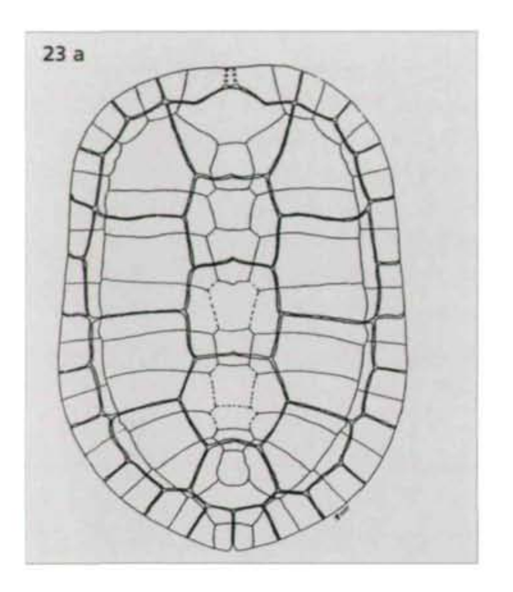
auch wenn aus dieser Zeit Fossilbelege noch fehlen, da es Einwanderungsschübe nach Nordafrika gegeben hatte. Eigenartigerweise liegen nur spärliche Funde der Europäischen Sumpfschildkröte aus Österreich vor. Nimmt man zu den pleistozänen Funden von Wien (v. REINACH 1900, TOULA 1901) und Oberösterreich (v. REINACH 1900) noch die Reste von Angern an der March (vgl. GEMEL 2000), so sind auch schon alle beschriebenen fossilen *Emys* -Funde für Österreich genannt. Sie stammen alle aus dem Donauraum. Die subfossilen Reste von der March zeichnen sich dadurch aus, dass die Panzer klein und relativ breit sind (Abb. 25, 26). Mit diesen Proportionen fällt der am Naturhistorischen Museum in Wien unter NMW 13 inventarisierte Panzer aus der von FRITZ (1995, Abb. 6) dargestellten Variationsbreite für fossile und rezente *Emys* heraus.

Die wenigen fossilen Funde der Europäischen Sumpfschildkröte weisen darauf hin, dass die Refugialgebiete während der Eiszeiten

deutlich weiter ostwärts gelegen haben könnten. Immerhin ist aus dem letzten Interglazial (Eem) aus Ganovce, Tschechische Republik, ein negativer Panzerabdruck aus dem Travertin erhalten (vgl. TUREK et al. 1997). Von jungpleistozänen *Emys*-Resten in den Travertinen von Burgtonna in Thüringen berichten ULLRICH & MŁYNARSKI (1978). Im Postglazial drang *Emys* mindestens zum zweiten Mal das Donautal stromaufwärts bis in das Gebiet zwischen Neckar- bzw. Rhein und Donau vor (FRITZ 1992, SCHLEICH 1980).

6. 4. Meeresschildkröten

Im Vergleich zu den vielen bekannten Seekuhfossilien gibt es nur wenig Reste von Meeresschildkröten in unseren marinen Sedi-



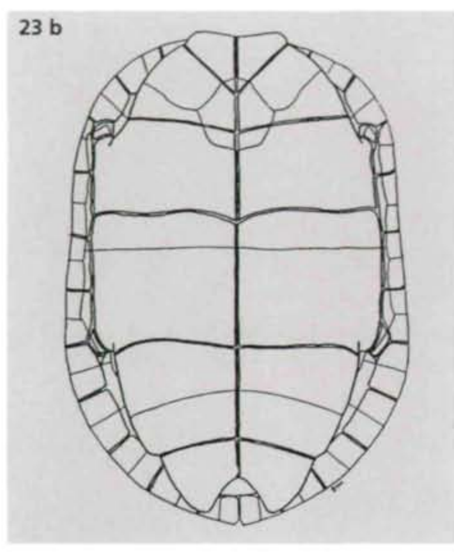


Abb. 23:
Mauremys sarmatica **(PURSCHKE, 1885) nach GLAESSNER (1933), a: Carapax, b: Plastron: Vergleiche mit Abb. 22!**

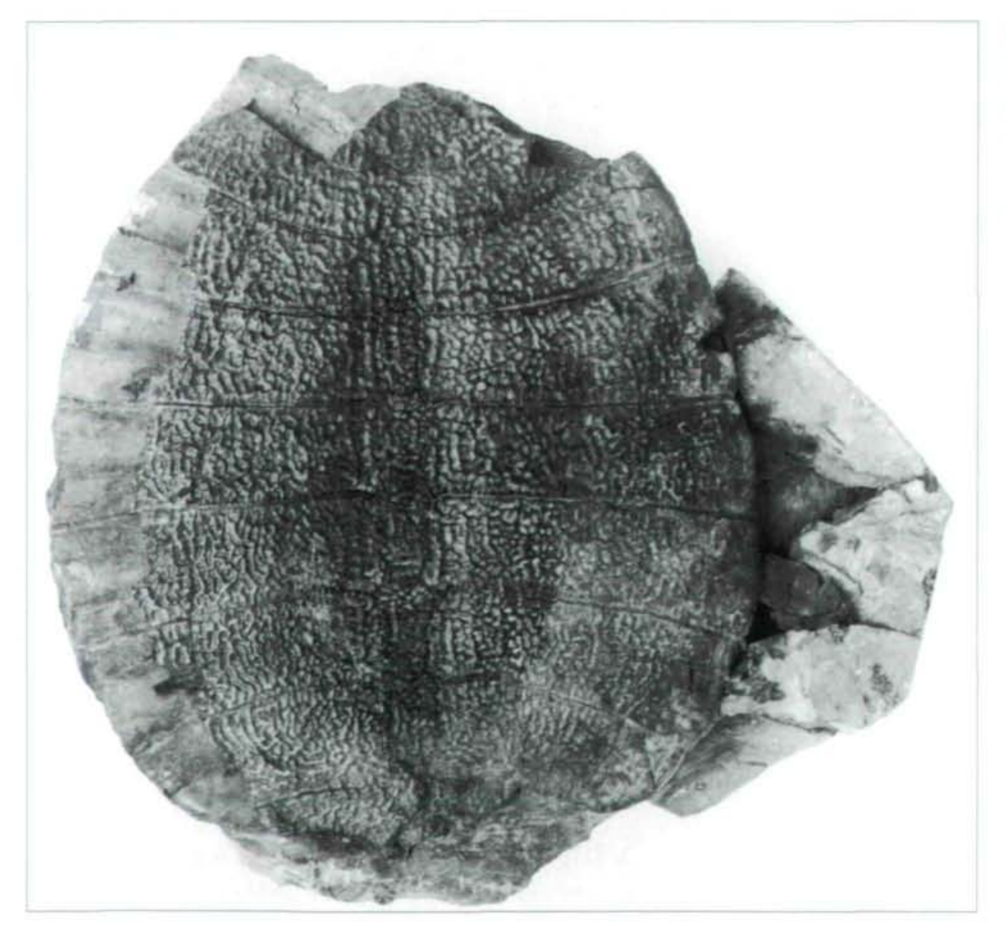
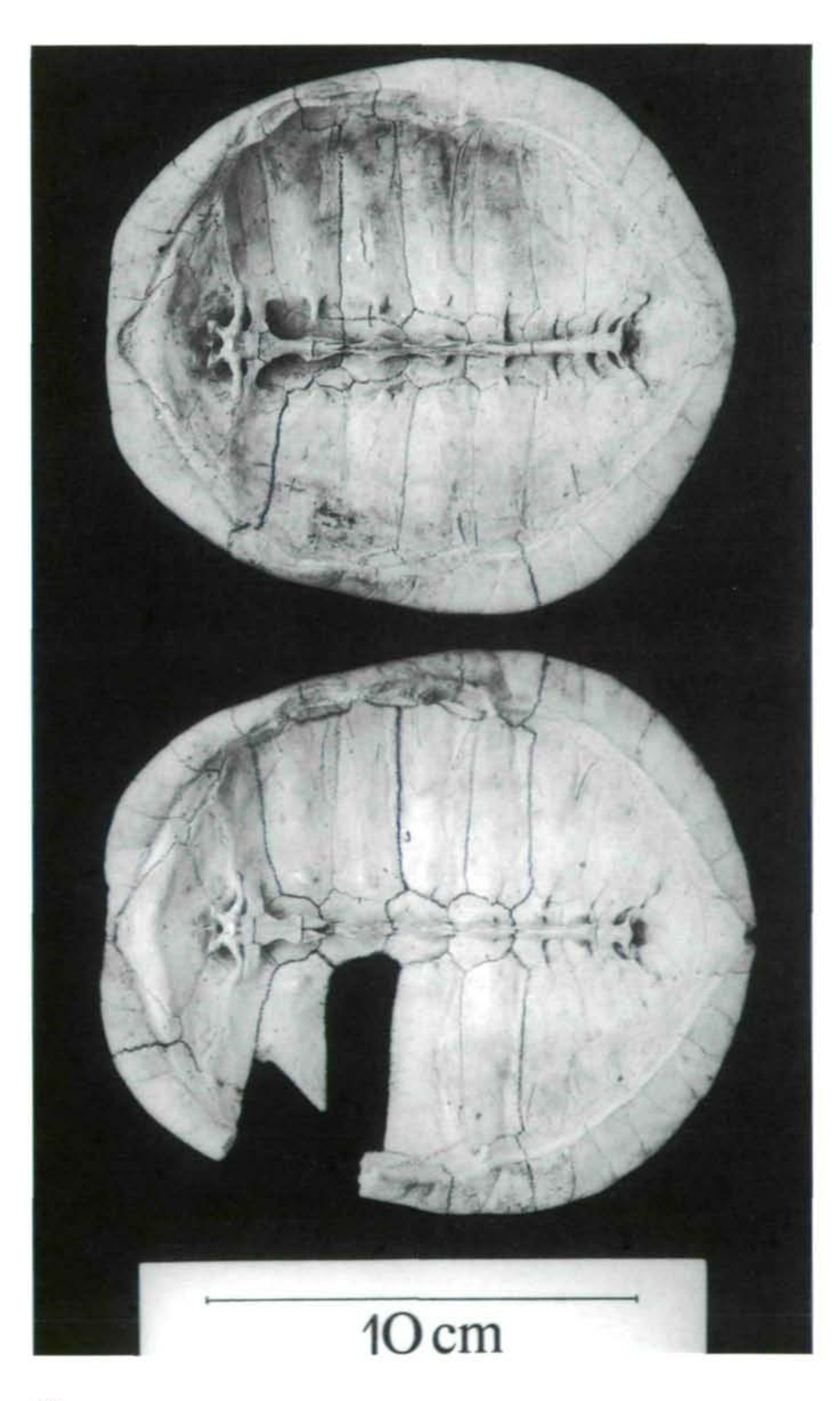


Abb. 24:
Diskus der Weichschildkröte *Trionyx stiriacus* PETERS, 1855. Mittelmiozän Schönegg bei Wies, Steiermark. Paläontol. Schausammlung des Naturhistorischen Museums Wien. Foto: A. SCHUMACHER, Naturhistor. Mus. Wien.

Abb. 25:
***Emys orbicularis* L., subfossil, Angern an der March, NÖ, Herpetologische Sammlung NMW 13 (kompletter Carapax, oben), NMW 8 (Carapax m. teilw. fehlenden Pleuralia u. Peripheralia, unten), Collectio JEITTELES. Foto: A. SCHUMACHER, Naturhistor. Mus. Wien. Carapax, visceral**

menten. Darunter befinden sich die eigentümlichen mosaikförmigen Epithekalpanzerplättchen der frühen Lederschildkröte *Psephophorus polygonus* H. v. MEYER, 1847, die schon in der Einleitung genannt worden sind. Echte Cheloniidenreste sind mit *Puppigerus camperi* (GRAY, 1868) aus dem Paläogen Salzburgs bekannt (vgl. SCHLEICH 1988).



6. 5. Weitere unbeschriebene Arten

Zusätzlich zu der genannten unbeschriebenen Landschildkrötenart befindet sich in der Sammlung W. SOVIS ein vorderer Plastronteil (vgl. Abb.12, 13) aus dem Karpat von Teiritzberg (Korneuburger Becken), in Niederösterreich. Verschiedene Indizien sprechen für die Zugehörigkeit zur Gattung *Ptychogaster*: Dies betrifft die Form der Gularia (kurze Mittelnaht, cranial stark verbreitert) wie auch die der Epiplastra, ferner die Beschaffenheit der kräftigen axillaren Strebepfeiler, aber auch die Verjüngung des Vorderlappens im humeralen Bereich und schließlich die Beschaffenheit des caudalen Plattenendes eines Hyoplastrons, die eine ehemalige Syndesmosis möglich erscheinen läßt (das andere Hyoplastron liegt nicht zur Gänze vor).

Ein sensationeller Fund gelang am 23. 4. 1999 dem Privatsammler G. WANZENBÖCK aus den mittelmiozänen Leithakalken (Unteres bis Mittleres Badenium) von Retznei bei Ehrenhausen, Steiermark, wo er aus marinen Ablagerungen ein Schildkrötenfossil bergen konnte (Abb. 14, 15). Während der Präparation zerfiel das Fossil in einen Steinkern und in ein 62 cm messendes äußeres Stück mit Abdruck. Beide Teile enthalten fossiles Knochenmaterial. Es liegen vor allem die Pleuralia, das gut erhaltene Cervicale, der Abdruck der Pygalregion einschließlich der beiden letzten Neuralia und der Metaneuralia sowie einige Peripheralia vor. Die genannten Elemente sind teilweise aus dem Verband isoliert und distordiert. Die Skulpturierung der Knochen, die massiven Pleuralia - distal ohne freie Rippenenden - sowie die gut entwickelten caudalen Peripheralia sprechen für eine Zugehörigkeit dieses Schildkrötenrestes zu den Carettochelyiden. Zusammen mit diesem Fossil barg G. WANZENBÖCK in den selben Schichten Blattstücke eines Baumes sowie mehrere gut erhaltene Skelettreste der Schwimmkrabbe *Portunus monspeliensis* (MILNE-EDWARDS, 1860). Über einen neuen Fund von *P. monspeliensis* aus der Lagenidenzone des Badeniums berichtet FLÜGEL (1986), FRIEBE (1990) schreibt zur Paläogeographie der Mittelsteirischen Schwelle: „Die Haupttransgression (T2) erfolgte in den höheren Anteilen der

Unteren Lagenidenzone und in der Oberen Lagenidenzone. In Retznei wurden mergelige Rhodolithenkalke in großer Mächtigkeit, überlagert von Feinsand und Tonmergel, gebildet. Die Transgression führte im Raum Spielfeld (morphologische Tiefzone) zu Wassertiefen über 100 Meter." Diese Ablagerungen weisen im Liegenden Korallenriffe auf, die sich während der langsamen ersten Transgression gebildet haben. Die Fundumstände und stratigraphischen Befunde lassen auf einen marin-littoralen Lebensraum schließen. Es wäre möglich, dass das Schildkrötenfossil auch aus einer Einschwemmung aus dem Mündungsgebiet eines Flusses stammt. Jedenfalls sind die Panzerelemente nicht in situ fossilisiert. Flüsse und Flussmündungen würden dem Lebensraum der rezenten Art *Carettochelys insculpta* RAMSAY, 1886 entsprechen. Der Fund in Retznei ist in mehrfacher Hinsicht bedeutsam, zum einen wäre er der Erstnachweis dieser Schildkrötengruppe in Österreich, zum anderen handelt es sich um einen erdgeschichtlich jungen Beleg für diese Schildkrötenfamilie. Die beachtliche Größe spricht gemeinsam mit den realtiv breiten Neuralia eher gegen eine Zugehörigkeit zu den Anosteirinen. Aus der berühmten Fundstelle Messel stammt ein ausgezeichnet erhaltenes Fossil der Gattung *Anosteira* (vgl. FREYER et al. 1998) aus dem Mitteleozän mit vollständig erhaltenem Schädel und Gliedmaßenskelett, sodass wir uns zusammen mit anderen Fossilien von den früheren Anosteirinen eine gute Vorstellung machen können.

Mit der Bekanntmachung dieser Fossilien wollen wir nicht einer wissenschaftlichen Bearbeitung vorgreifen, vielmehr soll gezeigt werden, dass hochinteressantes und wertvolles Material bald einer solchen Beschreibung zugeführt werden sollte.

Auch unter den Sumpfschildkröten wäre noch eine Reihe weiterer fossiler Vertreter in Österreich zu erwarten, etwa Formen aus dem Kreis der Erdschildkröten. Sumpfwälder mit Tupelobäumen und Sumpfzypressen folgten den für *Clemmydopsis* beschriebenen Niedermooren Mitteldeutschlands und der rheinischen Tiefebene und boten Schildkröten aus diesem Formenkreis geeignete Biotope. Aus solchen Lebensräumen beschrieb HUMMEL (1935) aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales drei verschiedene Sumpfschildkrötenarten, von denen er zwei Arten der Gattung *Geoemyda* zurechnet (*G. ptychogastroides* und *G. saxonica*) und eine dritte Art der Gattung *Ocadia* (*O. germanica*). Heute müssten die Bezeichnungen geändert und diese Arten in eigene Gattungen gestellt werden. Nach HUMMEL (1929,1935) war dieser Braunkohlewald kein echter Sumpfwald, sondern ein

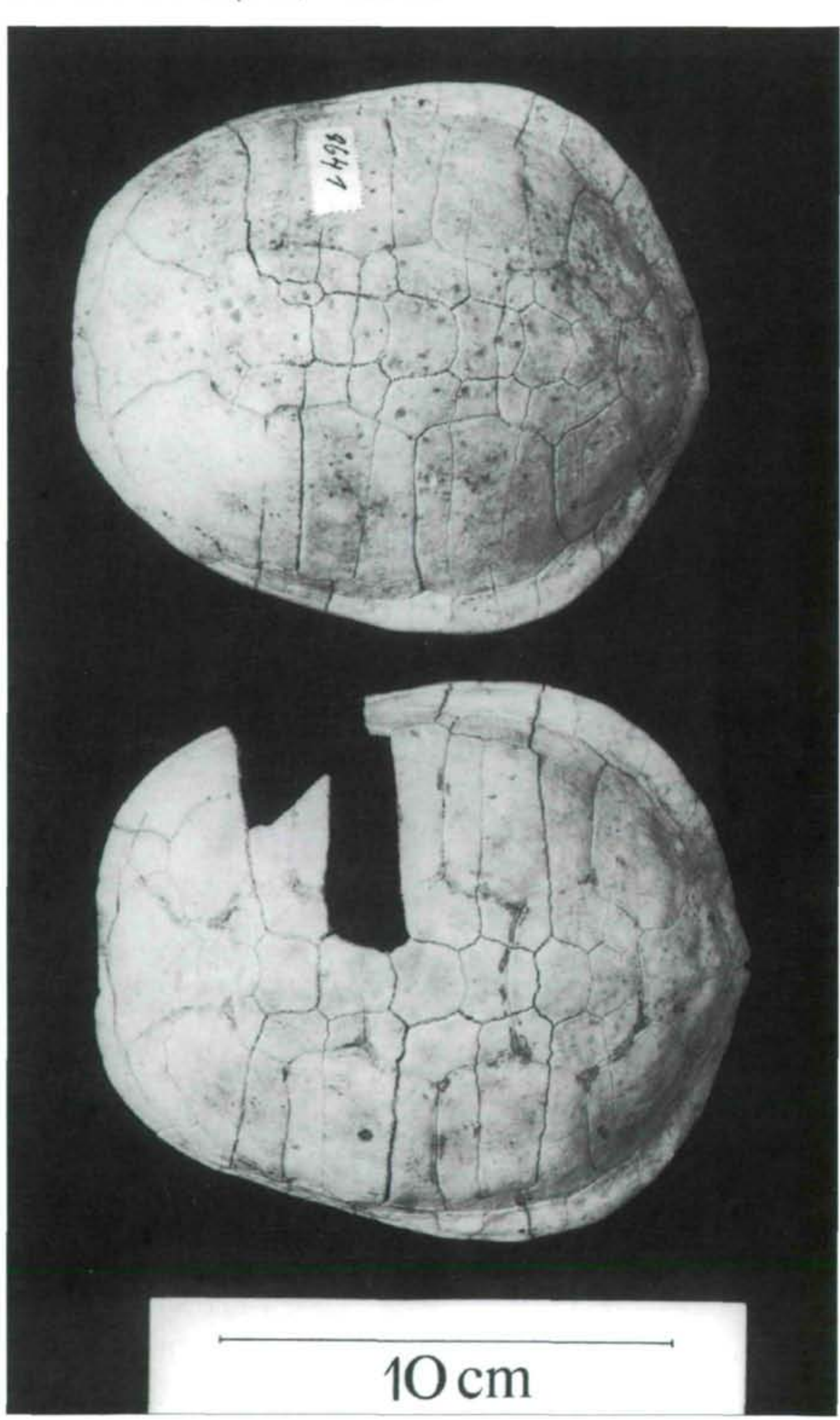


Abb. 26:
wie Abb. 25, Carapax, dorsal.

feuchter Wald, der wahrscheinlich nur an einigen kleinen Stellen sumpfige Wasserflächen enthielt. Die Anhäufung größerer Mengen an Schildkrötenleichen im Trichterfeld der Grube Leonhard läßt vermuten, dass der Wald zumindest zeitweilig austrocknete. In den Trichtern sammelte sich vermutlich das letzte Wasser in das sich die feuchtigkeitsliebenden Schildkröten zurückgezogen hatten. Bezeichnenderweise blieben Vertreter der Gattung *Testudo* von dieser Katastrophe unberührt. In der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle an der Saale (Grube Cecilie und Grube Leonhardt) wurden die folgende Arten in bemerkenswert hoher Anzahl festgestellt: *Geoemyda ptychogastroides* (93 Exemplare), *Geoemyda saxonica* (4) und *Ocadia germanica* (25).

Knapp 60 Jahre später beschrieb SCHLEICH (1994) aus den hessischen Braunkohlerevieren Stolzenbach bei Borken weitere neue Arten unter den Gattungen *Mlynarskiella*, *Palaeoemys* und *Borkenia*. Die beiden letztgenannten scheinen den rezenten Gattungen *Batagur*, *Callagur* und *Kachuga* aus dem Gangesgebiet und der Malayischen Halbinsel nahe zu stehen.

Die Belege der Schnappschildkröte *Chelydropsis* aus den benachbarten Ländern (vgl. KARL 1994, MŁYNARSKI 1984, SCHLEICH 1984), darunter auch ein prächtiges Fossil aus Süddeutschland (GAFFNEY & SCHLEICH 1994) sind so umfangreich, dass es nur noch eine Frage der Zeit sein kann, bis diese Art auch für Österreich nachgewiesen wird. Ebenso sind innerhalb der Pelomedusiden aus Europa eine größere Anzahl fossiler Arten wie *Elochelys*, *Neochelys* und *Polysternon* sowie verschiedene unter „*Podocnemis*“ geführte Arten bekannt, dazu noch gut erhaltenes, unbeschriebenes Material aus Süddeutschland (vgl. WOOD 1984). Auch hierfür gibt es (noch) keine Fossilnachweise für Österreich.

7. Vorläufige systematische Aufstellung der beschriebenen fossilen Schildkröten Österreichs

Die Liste erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Zum Teil werden Hinweise auf Fossildokumentation, Synonymie und Literaturquellen gegeben. Die Literaturzitate fnden sich im anschließenden Literaturregister.

„*Trionyx*“ bedeutet T. sensu strictu (= alte Sammelgattung, ohne Berücksichtigung der modernen Erkenntnisse von MEYLAN [1987]).

Die mit *) bezeichneten Weichschildkrötenarten werden als Synonyme geführt (RAUSCHER & GEMEL, 2000). Abkürzungen: NMW (Naturhistorisches Museum Wien, Geologisch-Paläontologische Abteilung), PIUW (Paläontologisches Institut der Universität Wien), NÖ-LM (Niederösterreichisches Landesmuseum).

Ordnung Testudines LINNAEUS, 1758

Unterordnung Proganochelydida ROMER, 1966

Familie Kallokibotiidae NOPCSA, 1923

?Kallokibotion
Obere Kreide, Grünbach am Schneeberg, Niederösterreich (Quelle: THENIUS 1962)

Unterordnung Cryptodira COPE, 1868

Familie Bataguridae GRAY, 1869

Ptychogaster grundensis BACHMAYER & SCHAFFER, 1959 (Abb. 16 - 18)
Mittel-Miozän (Badenium), Grund, Niederösterreich (1 Panzer, Holotypus NMW)

Ptychogaster nov. sp.(Abb.12, 13)
unbeschr. (siehe Text)
Unter-Miozän (Karpatium), Teiritzberg (Korneuburger Becken), Niederösterreich
(Plastronvorderlappen, Sammlung W. SOVIS)

Clemmydopsis mehelyi (BODA, 1927) (Abb. 19)
Ober-Miozän (Pannonium), Brunn-Vösendorf, Niederösterreich
Synonyme : *Clemmydopsis sopronensis*, *Nicoria sopronensis*

Clemmydopsis turnauensis (H.v. MEYER, 1847) (Abb. 20)
Mittelmiozän, Badenium, Turnau bei Göriach, Steiermark (vordere Carapaxhälfte)

Mittel-Miozän, Parschlugstufe, Steiermark (Quelle: TEPPNER 1914),
Ober-Miozän (Pannonium), Tongrube Mataschen, Oststeirisches Tertiärbecken (1 Panzer, Quelle: GROSS 1994)
Originalbez.: *Emys turnauensis*

Mauremys aff. gaudryi (DEPERET, 1885)
Ober- Miozän, Pannonium, Kohfidisch, Burgenland (Quelle: BACHMAYER & MŁYNARSKI 1983)

Mauremys ukoi (BACHMAYER, 1957) (Abb. 21)
Ober-Miozän (Ober-Pannonium, „Zone G"), Grammatneusiedel, südliches Wiener Becken, Niederösterreich (1 Panzer, Holotypus NMW, Acqu.Nr. 176/1956)
Originalbez.: *Clemmys ukoi*

Mauremys sarmatica (PURSCHKE, 1885) (Abb. 22, 23)
Mittel-Miozän, Sarmatium Wien 18, „Türkenschanze" (2 weitgehend komplette Panzer, Exremitätenskelette, Schulter- und Beckengürtel von 5 Individuen, Quelle: GLAESSNER 1926)

Mauremys pygolopha (PETERS, 1869)
Ober-Miozän bei Eibiswald, Steiermark (Panzerrest, Quelle: SIEBENROCK 1916)
Original bez.: *Emys pygolopha*

Familie Emydidae RAFINESQUE, 1815

„Emys" loretana H.v. MEYER
Ober-Miozän (Pannonium), Loretto am Leithagebirge, Wiener Becken, Burgenland (1 Rippenplatte)

Emys orbicularis L.
Pleistozän, „Dilluviallehm" Oberösterreich (NMW, Quelle: v. REINACH 1900)

Emys orbicularis L.
subfossil, Wien 1., Dorotheergasse (Quelle: TOULA 1901)

Emys orbicularis L. (Abb. 25, 26)
subfossil, Angern an der March, NÖ (Herpetolog. Sammlung Naturhist. Mus. Wien, Quelle: R. GEMEL, 2000)

Familie Testudinidae GRAY, 1825

Manouria (Hadrianus) eocaenica (HUMMEL, 1935)
Mittlel-Eozän (Unteres Lutetium), St. Pankraz am Haunsberg, Salzburg (Vollständiger Plastron in Verband mit dem Carapax, vorderer Teil des Carapax und vordere Peripheralia fehlen zum Teil. Schausammlung im Haus der Natur, Salzburg, Quelle: SCHLEICH 1988)

Manouria (Hadrianus) sp.
Ober-Miozän (Pannonium), Prottes, Niederösterreich (Quelle: BACHMAYER & MŁYNARSKI 1985)

Geochelone sp.
Ober-Miozän (Pannonium) Kohfidisch, Burgenland („einzelne Platten", Quelle: BACHMAYER, MŁYNARSKI 1983)

?Geochelone sp.
Mittel-Miozän (Badenium), Grund, Niederösterreich (Humerus, Quelle: THENIUS 1953)

Testudo burgenlandica BACHMAYER & MŁYNARSKI, 1983
Ober-Miozän (Pannonium), Kohfidisch, Burgenland (Quelle: BACHMAYER , MŁYNARSKI 1983)
Synonym: *Testudo kalksburgensis* TOULA, 1896 partim

Testudo mellingi (PETERS, 1855)
Unter-Miozän, Eibiswald, Steiermark
Originalbez.: *Emys mellingi* (Quelle: SIEBENROCK 1916)

Testudo kalksburgensis TOULA, 1896
„Tertiär", Wiener Becken

„Testudo antiqua noviciensis" DEPERET, 1895 (Abb. 4 - 7)
Unter-Miozän (Eggenburgium, Zogelsdorf-Formation), Roggendorf bei Eggenburg, Niederösterreich

Testudo praeceps HABERLANDT, 1876
Mittel-Miozän (Badenium), Kalksburg, Wien 23.
von GLAESSNER (1935) als Synonym zu *T. kalksburgensis* und *T. antiqua* betrachtet

Testudo sp.
Ober-Miozän (Pannonium, Congerienschichten), Wien 5.-Matzleinsdorf (Hyoplastron, PIUW, Quelle: THENIUS 1952)

Testudo cf. *promarginata* REINACH, 1900
Ober-Miozän (Pannonium), Prottes, Niederösterreich (teilw. erhaltenes Plastron)
(Holotypus NMW 1984/65, Quelle: BACHMAYER & MŁYNARSKI 1985)

Testudo sp.
Ober-Miozän (Pannonium), Prottes, Niederösterreich (Carapax- und Plastronteile, NMW 1984/66, Quelle: BACHMAYER & MŁYNARSKI 1985)

Testudo sp.
Ober-Miozän, Raasdorf bei Wien, Niederösterreich (Sammlung WEINFURTER, PIUW)

Testudo sp.
Ober-Miozön (Pannonium), Wiener Becken und Brunn-Vösendorf, Niederösterreich (Quelle: THENIUS 1952)

Testudo sp.
Ober-Miozän (Pannonium), Schotter vom Gaiselberg, Niederösterreich

Testudo sp.nov., unbeschrieben (siehe Text)
Unter-Miozän (Karpatium), Teiritzberg (Korneuburger Becken), Niederösterreich (1 Panzer, Vorderteil des Carapax fehlt, Sammlung W. SOVIS)

Familie Carettochelyidae BOULENGER, 1887

? incert. sed., unbeschrieben (siehe Text)(vgl. Abb. 14, 15)
Mittlel-Miozän (Badenium, Lagenidenzone), Retznei bei Ehrenhausen, Steiermark (Sammlung G. WANZENBÖCK)

Familie Trionychidae FITZINGER, 1826

„Trionyx" sp.
Unter-Eozän, Roterzschichten Haunsberg, Salzburg (Carapaxfragment, Quelle: SCHLEICH 1988)

„Trionyx" aff. *rostratus* ARTHABER*)
(Schädel, NÖ-LM)

„Trionyx" sp.
Ober-Miozän (Pannonium), Schottergrube „Heidfeld" beim Flughafen Schwechat, Niederösterreich (Schultergürtel, NHM, Quelle: BACHMAYER 1966)

Trionyx vindobonensis PETERS, 1836*)
Ober-Miozän (Pannonium), Wiener Becken, Congerienschichten von Hernals, Wien 17. und Grund, Niederösterreich

„Trionyx" rostratus ARTHABER, 1898*)
Ober-Miozän, Au am Leithagebirge, Niederösterreich
(bis auf seitl. Teile der Epiplastra fast vollständiges Skelett einschl. Schädel, Unterkiefer und Zungenbein)

„Trionyx" partschii FITZINGER, 1836
Ober-Miozän (Pannonium), Loretto am Leithagebirge, Burgenland (1. bis 3. rechte Costalplatte)

„Trionyx" stiriacus PETERS, 1855 (vgl. Abb. 24)
Unter-Miozän, Schönegg bei Wies, Steiermark

„Trionyx" hilberi (HOERNES, 1892)*)
Unter-Miozän, Wies, Göriach, Steiermark

„Trionyx" hoernesi HERITSCH, 1909
Unter-Miozän, Feisternitz bei Eibiswald, Schönegg bei Wies, Steiermark

„Trionyx" peneckei HERITSCH, 1909
Unter-Miozön, Schönegg bei Wies, Steiermark

„Trionyx" (Platypeltis) septemcostatus HOERNES, 1881
Unter-Miozän, Eibiswald, Steiermark

„Trionyx" (Amyda) sophiae HERITSCH, 1909*)
Unter-Miozän, Eibiswald, Steiermark

„Trionyx" siegeri HERITSCH, 1909*)
Unter-Miozän, Vordersdorf bei Wies, Steiermark
Amyda boulengeri (REINACH, 1900)
Mittel-Miozän, Göriach, Steiermark

Familie Cheloniidae OPPEL, 1811

Puppigerus camperi (GRAY, 1868)
Unter-Eozän (Roterzschichten), Haunsberg, Salzburg (Pleuralia- und Peripheraliafragmente, Bayerische Staatssammlung f. Paläont. & histor. Geologie, BSP 1984 I 159, Quelle: SCHLEICH 1988)

Familie Dermochelyidae FITZINGER, 1843

Psephophorus polygonus H. v. MEYER, 1847 (vgl. Abb. 1)
Mittel-Miozän (Badenium) des Leithagebirges (mosaikartige Epithekal-Platten)

Dank

Die Autoren danken Herrn Dir. Dr. H. KOLLMANN, Geologisch-Paläontologische Sammlung des Naturhistorischen Museums Wien für die Erlaubnis und Unterstützung zur Anfertigung von Fotografien fossiler Schildkröten aus der Sammlung des NMW, ferner der Fotografin, Fr. A. SCHUMACHER für die prompte und bereitwillige Hilfe. Außerdem danken wir Herrn G.WANZENBÖCK, Bad Vöslau, für das Entgegenkommen und die uneigennützige Bereitschaft, das von ihm geborgene Schildkrötenmaterial fotografieren und vorstellen zu dürfen. Der Erstautor dankt HR Dr. F. TIEDEMANN, Herpetologische Sammlung des Naturhistorischen Museums Wien für die Unterstützung bei der Abfassung des Manuskriptes, Fr. Dr. G. HÖCK für fachliche Diskussion und Korrekturvorschläge und Herrn Dr. H. GRILLITSCH für Korrekturvorschläge.

Literatur

AUFFENBERG W. (1974): Checklist of fossil land tortoises.—Bull. Florida State Mus. **18**(3): 121 - 251.

BACHMAYER F. (1957): Ein fossiler Schildkrötenrest (*Clemmys ukoi* nov. spec.) aus oberpannonischen Süßwasserablagerungen von Grammatneusiedl (südliches Wiener Becken). — Ann. Naturhist. Mus. Wien **61**: 78 - 89.

BACHMAYER F. & M. MŁYNARSKI (1983): Die Fauna der pontischen Höhlen- und Spaltenfüllungen bei Kohfidisch, Burgenland (Österreich). Schildkröten (Emydidae und Testudinidae). — Ann. Naturhist. Mus. Wien **85**/A: 107 - 128.

BACHMAYER F. & M. MŁYNARSKI (1984): *Geoemyda ukoi* (BACHMAYER 1957). Ein Beitrag zur systematischen Stellung der fossilen Schildkröten in Österreich. — Ann. Naturhist. Mus. Wien **86**/A: 7 - 11.

BACHMAYER F. & M. MŁYNARSKI (1985): Die Landschildkröten aus den Schotter-Ablagerungen (Pontien) von Prottes, Niederösterreich. — Ann. Naturhist. Mus. Wien **87**(A): 65 - 77

BACHMAYER F. & H. SCHAFFER (1959): Ein bemerkenswerter Schildkrötenfund (*Ptychogaster grundensis* nov. spec.) aus dem Untertorton von Grund, Niederösterreich. — Ann. Naturhist. Mus. Wien **63**: 82-89.

BODA A. (1927): *Clemmydopsis sopronensis* n. g. n. sp. aus der unteren pannonischen Stufe von Sopron in Ungarn. — Cbl. f. Min., Geol. & Paläont., Abt. B: Geol. & Paläont., Jg. 1917: 375 - 383.

BROIN F. de (1977): Contribution à l'Étude des Cheloniens. — Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Ser. C38, Paris.

CHEREPANOV G.O. (1997): The origin of the bony shell of turtles as a unique evolutionary model in reptiles. — Russian Journal of Herpetology **4**(2): 155 - 162

CICHOCKI O. & DRAXLER I. & ROETZEL R. & F. STEININGER (1991): Flußmündungen und Braunkohlenwälder: 62 - 68. — In: F. STEININGER & E. PILLER (Hrsg.): Eggenburg am Meer, Katalogreihe des Krahuletzmuseums Nr. 12, Eggenburg.

DAMES W. (1894): Die Chelonier der Norddeutschen Tertiärformation. — Palaeontol. Abh. 16 N. F. 2: 197 - 219.

FLÜGEL H.W. (1986): Ein neuer Fund von *Portunus monspeliensis* (A. MILNE-EDWARDS) aus dem Badenium von Retznei (Stmk.). — Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark **116**: 91 - 96.

FREYER G. & GÖBEL P. & JÄGER M. & LANGER V. & LIENAU W. & MARTENS T. & ROSENDAHL W. & G. TICHY (1998): Die Urzeit. Von der Enstehung des Lebens bis zum Neandertaler. — Bechtermünz, Weltbild, Augsburg.

FRIEBE J. G. (1990): Lithostratigraphische Neugliederung und Sedimentologie der Ablagerungen des Badenium (Miozän) um die Mittelsteirische Schwelle (Steirisches Becken, Österreich). — Jb. Geol. B.-A. **133**: 223 - 257.

FRITZ U. (1992): Zur innerartlichen Variabilität von *Emys orbicularis* (LINNAEUS, 1758). 2. Variabilität in Osteuropa und Redefinition von *Emys orbicularis orbicularis* (LINNAEUS 1758) und *E. o. hellenica* (VALENCIENNES 1832). — Zool. Abh. Staatl. Mus. f. Tierk. Dresden **47**: 37 - 77.

FRITZ U. (1995): Kritische Übersicht der Fossilgeschichte der Sumpfschildkröten-Gattung *Emys* A. DUMÉRIL 1806 (Reptilia: Testudines: Emydidae). — Zool. Abh. Staatl. Mus. f. Tierk. Dresden **48**: 243 - 264.

FRITZ U. (1998): Introduction to zoogeography and subspecific differentiation in *Emys orbicularis* (LINNAEUS 1758): 1 - 27. — In: FRITZ U. & JOGER U. & PODLOUCKI R. & J. SERVAN (Eds.): Proceedings of the EMYS Symposium Dresden, Mertensiella **10**.

FRITZ U. & B. FARKAS (1996): The proper generic allocation of *Clemmys mehelyi* KORMOS, 1911 (Reptilia, Testudines). — Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica **18**: 103 - 105.

FRITZ U. & T. WISCHUF (1997): Zur Systematik westasiatisch-südosteuropäischer Bachschildkröten (Gattung *Mauremys*) (Reptilia: Testudines: Bataguridae). — Zool. Abh. Staatl. Mus. f. Tierk. Dresden **49**: 223 - 260.

GAFFNEY E.S. (1990): The comparative osteology of the Trassic turtle *Proganochelys*. — Bulletin of the American Museum of Natural History **194**: 1 - 263

GAFFNEY E.S. & P.A. MEYLAN (1988): A phylogeny of turtles. — In: BENTON M.J. (Hrsg.): The phylogeny and classification of the tetrapods: 157-220, The Systematic Association, Oxford University Press, NewYork.

GAFFNEY E.S. & H.H. SCHLEICH (1994): New reptile material from the German Tertiary. 16. On *Chelydropsis murchinsoni* (BELL 1892) from the Middle Miocene locality of Unterwohl-bach/South Germany: 197 - 213. — In: SCHLEICH H.H. (Ed.): Amphibien und Reptilien aus dem Känozoikum Eurasiens. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg.

GEMEL R. (2000): Zum Vorkommen der Europäischen Sumpfschildkröte. — In CABELA A. & GRILLITSCH H. & TIEDEMANN F. (Hrsg.): Atlas zur Verbreitung und Ökologie der Amphibien und Reptilien in Österreich. — Umweltbundesamt Wien (in Druck).

GLAESSNER M.F. (1926): Neue Emydenfunde aus dem Wiener Becken und die fossilen *Clemmys*-Arten des Mittelmeergebietes. — Sitz. ber. Akad. Wiss., mathem. naturwiss. Kl., Abt. I, **135**(1-2): 51 - 71.

GLAESSNER M.F. (1930): Eine neue Schildkröte aus dem italienischen Miozän. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, 44: 413 - 418.

GLAESSNER M.F. (1933): Die Tertiärschildkröten Niederösterreichs.—Neues Jb. f. Min., Geol. & Paläontol., Beil., **69**/B: 353 - 387.

GLAESSNER M.F. (1935): Bemerkungen zur tertiären Schildkrötenfauna Ungarns. — Zentr.bl. f. Min., Geol. & Paläontol., Abt. B: Geol. & Paläontol.: 124 - 127.

GROSS M. (1994): Erster Nachweis der fossilen Schildkröte *Clemmydopsis turnauensis* aus dem Pannonium des Oststeirischen Tertiärbeckens (Testudines: Emydidae: Batagurinae). — Mitt. d. Naturwiss. Ver.f. Steiermark, **124**: 49 - 59.

HARRASSOWITZ H.C.F. (1922): Die Schildkrötengattung *Anosteira* von Messel bei Darmstadt und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung. — Abh. d. Hess. Geol. Landesanst. **6** (3): 137 - 238.

HAY O.P. (1908): Fossil turtles of Noth America. — Carnegie Institution of Washington, Publication Nr. 75.

HEDGES S.B. & L.L. POLING (1999): A molecular phylogeny of reptiles. — Science **283**: 998 -1001.

HERITSCH F. (1909): Jungtertiäre *Trionyx*reste aus der Steiermark.—Jahrb. Geol. R. Anst. **59**: 333 - 382

HUMMEL K. (1929): Die fossilen Weichschildkröten (Trionychia). — Geol. und Paläontol. Abhandlungen, N. F. **16**: 359 - 487.

HUMMEL K. (1935): Schildkröten aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. — Nova Acta Leopoldina, N. F. **2**: 457 - 483

JIMENEZ-FUENTES E. (1984): Chéloniens géants fossiles de l'Espagne. — Studia Geol. Salamant., Vol. Esp. 1, Stud. Palaeocheloniologica I: 159 - 167.

KARL H.V. (1993): Revision der känozoischen Weichschildkröten (Testudines, Trionychidae) Mitteldeutschlands. — Mauritania **14**: 134 - 155.

KARL H.V. (1994): Zur Verbreitung tertiärer und quartärer Reptilien und Amphibien Europas, Nordost- und Mitteldeutschland (NBL): 325 - 340. — In: SCHLEICH H.H. (Ed.): Amphibien und Reptilien aus dem Känozoikum Eurasiens. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg.

KUHN O. (1958): Die Lurche und Kriechtiere der Vorzeit, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg, Lutherstadt.

LEE M.S.Y. (1997): Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles.—Zoological Journal of the Linnean Society **120**: 197 - 280.

MAO S.H. (1971): Turtles of Taiwan. — Commercial Press, Taipei.

MCDOWELL S.B. (1964): Partition of the genus *Clemmys* and related problems in the taxonomy of the aquatic testudinidae. — Proc. Zool. Soc. London **143**: 239 - 279.

MEYER H. v. (1856): Schildkröten und Säugetiere aus der Braunkohle von Turnau in der Steiermark. — *Paläontogr.* **6**: 50 - 55.

MEYLAN P.A. (1987): The phylogenetic relationships of softshelled turtles (Family Trionychidae). — Bulletin of the American Museum of Natural History **186**: 1 - 101.

MŁYNARSKI M. (1969): Fossile Schildkröten, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg, Lutherstadt.

MŁYNARSKI M. (1976): Handbuch der Palöoherpetologie, Teil 7, Testudines, G. Fischer Verlag, Stuttgart, New York

MŁYNARSKI M. (1984): Fossil chelonians of Poland: 189 - 203. — In: BROIN F. de & JIMENEZ-FUENTES E. (Eds.): Comunicaciones del I simposium internacional sobre quelonios fosiles. Studia Geol. Salamant., Vol. Esp. 1, Stud. Palaeocheloniologica I.

MOTTL M. (1967): Neue Schildkrötenreste aus dem Mittelmiozän SW-Österreichs. — Carinthia **157/77**(II): 169 - 182.

NESSOV L.A. (1988): On some mesozoic turtles of the Soviet Union, Mongolia and China, with comments on systematics. — In: JIMENEZ-FUENTES E. & F. de BROIN (Eds.): Studia Palaeocheloniologica **2** (4): 87 - 102.

OBST F.J. (1985): Die Welt der Schildkröten. — Verlag A. Müller, Rüschlikon-Zürich, Stuttgart, Wien.

PERÄLÄ J. (1999): The Spur-thighed tortoise, *Testudo graeca* L. 1758: One or sveral species? Over 200 years of dubious taxonomy. — Herpetomania **8**: 6-16. (In finnisch mit engl. Zusammenfassung).

RAUSCHER K. & GEMEL R. (2000): Die känozoische Herpetofauna Österreichs mit besonderer Berücksichtigung des Plio-Pleistozän. —In CABELA A. & GRILLITSCH H. & TIEDEMANN F. (Hrsg.): Atlas zur Verbreitung und Ökologie der Amphibien und Reptilien in Österreich. — Umweltbundesamt, Wien (in Druck)

REINACH A. v. (1900): Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken und in benachbarten, ungefähr gleichalterigen Ablagerungen. — Abh. herausg. von der Senck. Naturf. Ges., **28**: 1 - 135.

SCHLEICH H.H. (1980): Eine Europäische Sumpfschildkröte (*Emys orbicularis* L.) in postglazialen Sedimenten bei Osterhofen (Niederbayern). — Mitt. Bayr. Staatssammlg. Paläontol. hist. Geol. **20**: 113 - 118.

SCHLEICH H.H. (1981): Jungtertiäre Schildkröten Süddeutschlands unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. — Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, **48**: 1 - 372

SCHLEICH H.H. (1984): Neogene testudines of Germany. Their stratigraphical and ecological evaluation: 249 - 267. — In: BROIN F. de & JIMENEZ-FUENTES E. (Eds.): Comunicaciones del I simposium internacional sobre quelonios fosiles. Studia Geol. Salamant., Vol. Esp. 1, Stud. Palaeochelonologica I.

SCHLEICH H.H. (1988): Eozäne Schildkrötenreste (Reptilia, Testudines) von St. Pankraz am Haunsberg (Österreich): 165 - 184. — In: SCHLEICH H.H. (Ed.): Schildkröten aus dem Känozoikum Mitteleuropas, Stud. Geol. Salamat. Vol. Esp. 3.

SCHLEICH H.H. (1994): Neue Reptilienfunde aus dem Tertiär Deutschlands. 13. Schildkröten- und Krokodilreste aus der eozänen Braunkohle des Untertagebaues Stolzenbach bei Borken (Hessen) (Reptilia: Crocodylia, Testudines): 79 - 101. — In: SCHLEICH H.H. (Ed.): Amphibien und Reptilien aus dem Känozoikum Eurasiens. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg.

SHAFFER H.B. & MEYLAN P.A. & M.L. MCKNIGHT (1997): Tests of turtle phylogeny: Molecular, morphological and paleontological approaches. — Systematic Biology **46**: 235 - 268.

SIEBENROCK F. (1916): Die Schildkröten Niederösterreichs vor der Eiszeit. — Bl. f. Naturkunde und Naturschutz Niederösterreichs, **3**: 41 - 47.

STAESCHE K. (1928): Sumpfschildkröten aus hessischen Tertiärablagerungen. — Abh. Hess. Geol. Landesanst. in Darmstadt, VIII: 1 - 72.

TEPPNER W. (1914): Fossile Schildkrötenreste von Göriach in Steiermark. — Mitt. Naturwiss. Ver. d. Steiermark, **50**: 95 - 98.

THENIUS E. (1952): Die Schildkröten aus dem Unterpliocän von Brunn-Vösendorf bei Wien. — Neues Jb. Geol. Paläontol. **7**: 318 - 334.

THENIUS E. (1953): Eine Riesenschildkröte aus dem Helvet (Mittel-Miozän) von Grund (NÖ). — Sitz.Ber. Österr. Akad. Wiss. mathem.-naturwiss. Kl. **4**: 58 - 62.

THENIUS E. (1962): Niederösterreich im Wandel der Zeiten, 2. Aufl., Eigenverlag NÖ Landesmuseum, Wien.

TOULA F. (1901): Über eine fossile *Cistudo lutaria* SCHNEID. (*Emys orbicularis* LINNÉ). — Verh. d. Ver. f. Natur- u. Heilkunde zu Preßburg, N. F. 13, d. ganzen Reihe **22**. Bd.

TUREK V. & MAREK J. & J. BENESCH (1997): Fossilien Handbuch und Führer für den Sammler, Bechtermünz Verlag im Weltbild, Augsburg.

ULLRICH H. & M. MŁYNARSKI (1978): Reptilienreste aus dem jungpleistozänen Travertin von Burgtonna in Thüringen. — Quartärpaläontologie **3**: 97 - 102

WILLIAMS E. (1954): *Clemmydopsis* BODA, a valid lineage of Emydine turtles from the European Tertiary. — Breviora **28**: 1 - 9

WOOD R.C. (1984): Evolution of the Pelomedusid turtles: 269 - 282.— In: BROIN F. de & JIMENEZ-FUENTES E. (Eds.): Comunicaciones del I simposium internacional sobre quelonios fosiles. Studia Geol. Salamant., Vol. Esp. 1, Stud. Palaeochelonologica I.

YE X. (1994): Fossil and recent turtles of China. — Science Press, Beijing.

ZIEGLER B. (1986): Der schwäbische Lindwurm: Funde aus der Urzeit .— K. Theiss Verl., Stuttgart.

Anschriften der Verfasser:

Richard GEMEL
Naturhistorisches Museum Wien
Erste Zoologische Abteilung
Herpetologische Sammlung
Burgring 7, A-1014 Wien
Austria
e.mail: richard.gemel@nhm-wien.ac.at

Dr. Karl L. RAUSCHER
Institut für Paläontologie
der Universität Wien
UZA II, Geozentrum
Althanstr. 14, A-1090 Wien
Austria